

Série A, N° 731

N° d'ordre
1500

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Le D^r Robert PICQUÉ

LICENCIÉ ÈS SCIENCES, AGRÉGÉ DU VAL-DE-GRAVE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA STRUCTURE ET LE DÉVELOPPEMENT
DU PANCRÉAS CHEZ *PETROMYZON*

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 21 avril 1913, devant la Commission d'examen.

MM. G. PRUVOT : *Président.*

MATRUCHOT }

GENTIL }

Examineurs.

PARIS

AU SIÈGE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE DE FRANCE

28, RUE SERPENTE (HÔTEL DES SOCIÉTÉS SAVANTES)

1913

Série A, N° 734

N° d'ordre
1500

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

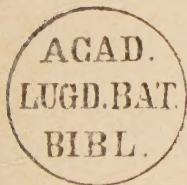
Le D^r Robert PICQUÉ

LICENCIÉ ÈS SCIENCES, AGRÉGÉ DU VAL-DE-GRAVE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA STRUCTURE ET LE DÉVELOPPEMENT
DU PANCRÉAS CHEZ *PETROMYZON*

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 2/ avril 1913, devant la Commission d'examen.



MM. G. PRUVOT : *Président.*
MATRUCHOT } *Examinateurs.*
GENTIL }

PARIS

AU SIÈGE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE DE FRANCE
28, RUE SERPENTE (HÔTEL DES SOCIÉTÉS SAVANTES)

1913

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... P. APPELL, *Professeur*. Mécan. analytique et mécan. céleste.

Doyen honoraire G. DARBOUX, — Géométrie supérieure.

Professeurs honoraires. { Ch. WOLF,
J. RIBAN.

<i>Professeurs</i>	{	LIPPMANN.....	Physique.
		BOUTY.....	Physique.
		BOUSSINESQ.....	Physiq. math. et calcul d. probabilités.
		PICARD.....	Analyse supér. et algèbre supérieure.
		Y. DELAGE.....	Zoologie, anat., physiol. comparée.
		Gaston BONNIER.....	Botanique.
		DASTRE.....	Physiologie.
		KOENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
		VÉLAIN.....	Géographie physique.
		GOURSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
		HALLER.....	Chimie organique.
		JOANNIS.....	Chimie (Enseignement P. C. N.).
		JANET.....	Physique. —
		WALLERANT.....	Minéralogie.
		ANDOYER.....	Astronomie.
		PAINLEVÉ.....	Mécanique rationnelle.
		HAUG.....	Géologie.
		HOUSSAY.....	Zoologie.
		H. LE CHATELIER.....	Chimie.
		Gabriel BERTRAND.....	Chimie biologique.
		M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale.
		CAULLERY.....	Zoologie (Evolution d. êtres organisés).
		C. CHABRIÉ.....	Chimie appliquée.
		G. URBAIN.....	Chimie.
		Emile BOREL.....	Théorie des fonctions.
		MARCHIS.....	Aviation.
		Jean PERRIN.....	Chimie physique.
		G. PRUVOT.....	Zoologie, anat., physiolog. comparée.
		ABRAHAM.....	Physique.
		MATRUCHOT.....	Botanique.
		CARTAN.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
		Cl. GUICHARD.....	Mathématiques générales.
		N.....	Applicat. de l'analyse à la géométrie.
N.....	Histologie.		

<i>Professeurs adjoints</i>	{	PUISEUX.....	Mécanique et astronomie.
		LEDUC.....	Physique.
		MICHEL.....	Minéralogie.
		HÉROUARD.....	Zoologie.
		LÉON BERTRAND.....	Géologie.
		Rémy PERRIER.....	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
		MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
		COTTON.....	Physique.
		LESPIEAU.....	Chimie.
		GENTIL.....	Pétrographie.
		SAGNAC.....	Physique (Enseignement P. C. N.).
		PEREZ.....	Zoologie (Evolut. des êtres organisés).

Secrétaire..... D. TOMBECK.

A MONSIEUR LE PROFESSEUR JULIN

PROFESSEUR ORDINAIRE A L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE

MEMBRE DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

A MONSIEUR LE PROFESSEUR HENNEGUY

PROFESSEUR AU COLLÈGE DE FRANCE

MEMBRE DE L'INSTITUT

A MON PRÉSIDENT DE THÈSE :

MONSIEUR LE PROFESSEUR PRUVOT

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

(Banyuls-sur-Mer)



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES SUR LA STRUCTURE ET LE DÉVELOPPEMENT DU PANCRÉAS CHEZ *PETROMYZON*

PAR

Le Dr Robert PICQUÉ

Médecin-major de l'Armée, Agrégé du Val-de-Grâce.

I. — HISTORIQUE

Le pancréas des Cyclostomes est resté longtemps méconnu.

Dès 1821, BOJANUS entrevoit, à la limite de l'intestin antérieur et de l'intestin moyen, un organe qu'il hésite à considérer comme une glande ou comme un muscle.

En 1826, RATHKE décrit, chez *Petromyzon fluviatilis*, une petite glande située sur l'intestin (intestin moyen), derrière la valvule qui le sépare de l'œsophage (intestin antérieur).

Loin de former un renflement annulaire complet autour de l'intestin comme le pensait BOJANUS, c'est une masse ellipsoïdale, limitée au côté gauche, d'aspect granuleux et de consistance plus molle que celle des glandes salivaires. Cette glande semble déverser sa sécrétion dans l'intestin par plusieurs orifices. Mais, quant à sa signification, RATHKE considère comme peu vraisemblable qu'il s'agisse d'un pancréas, en raison de cette opinion, alors en cours, que là où existent, chez les Poissons, des glandes salivaires on ne rencontre ni pancréas, ni appendices pyloriques.

Après A. MÜLLER (1851), LANGERHANS (1873), chez *P. Planeri*, considère cette glande comme un pancréas, en raison de ses rapports immédiats avec le canal cholédoque. Il la décrit comme formant, autour de l'origine de l'intestin moyen, une sorte de bague chevalière, dont le chaton regarderait en dehors et à gauche et l'anneau à droite.

C'est une masse acineuse, comprise entre la séreuse et la couche circulaire de la musculuse, au milieu d'un tissu très vascularisé d'apparence caverneuse.

Mais, LANGERHANS ne parle ni des voies d'excrétion ni de la structure interne de cette glande.

SCHNEIDER, en 1879, revoit le même organe, non seulement chez *Petromyzon*, mais aussi chez Ammocète, sa larve. Mais, tandis que, chez Ammocète, il décrit comme rate un amas de follicules groupés dans la paroi intestinale remplis de cellules rondes et dépourvus de canal excréteur, il considère, chez

Petromyzon, cette même formation, incluse dans la masse du foie et soudée à l'intestin à la base de la valvule spirale, comme représentant le vestige des canaux hépatiques oblitérés.

Rappelons, en effet, cette particularité singulière de ce Cyclostome dont la larve Ammocète est pourvue d'une volumineuse vésicule biliaire intra-hépatique et de nombreux canaux hépatiques collectés en un cholédoque ouvert dans l'intestin, tandis que l'adulte *Petromyzon* montre un foie totalement dénué de voies d'excrétion.

DUMÉRIL, dès 1812, signalait l'absence de conduits hépatiques chez *P. marinus*.

J. MÜLLER, en 1835, qui, après BALDNER, sut reconnaître dans l'Ammocète la larve de *Petromyzon*, constatait l'absence chez l'adulte de la vésicule biliaire observée chez la larve.

LEGOUIS, en 1881, dans des recherches consciencieuses sur le pancréas des Cyclostomes, démontre l'existence, chez *P. marinus*, d'un pancréas bien différencié, auquel il distingue nettement une portion principale massive, située au niveau où l'intestin adhère au foie, et une portion accessoire, diffuse dans la paroi de l'intestin.

D'autre part, il confirme l'absence de tout conduit excréteur, non seulement hépatique, mais aussi pancréatique.

NESTLER, en 1890, suit, chez Ammocète, la transformation progressive de la vésicule et des conduits hépatiques et cholédoque en un amas de follicules répondant à ceux décrits par SCHNEIDER au niveau de la zone d'adhérence intestino-hépatique et qu'il considère comme un pancréas.

LAGUESSE, en 1890, retrouve chez de jeunes Lamproies le pancréas massif de LANGERHANS, de LEGOUIS et de NESTLER.

Le pancréas, découvert chez *Petromyzon*, était bientôt, en 1896, décrit par MAAS chez *Myxine* et chez *Bdellostoma*. Et l'existence de cet organe se trouvait ainsi confirmée dans trois genres de Cyclostomes.

Mais son développement restait inconnu.

GÖTTE, qui, en 1890, montre avec netteté, chez *P. fluviatilis*, l'origine du foie aux dépens d'une ébauche ventrale de l'intestin moyen, et la migration du canal cholédoque autour de la paroi de l'intestin par suite de la torsion de celui-ci, n'observe aucune formation pouvant être assimilée à un pancréas.

C'est KUPFFER qui, le premier, en 1893, décrit le développement et les rapports réciproques du foie et du pancréas chez l'Ammocète.

D'après cet auteur, l'ébauche hépatique ventrale se scinde de bonne heure en trois diverticules, l'un médian et les autres latéraux. Pendant que les latéraux bourgeonnent des tubes hépatiques, le médian, restant simple, forme une vésicule biliaire, et la portion commune sert de conduit excréteur à la glande.

Mais, en regard de l'ébauche hépatique ventrale, s'est formée en même temps une évagination dorsale. Bifurquée dès l'origine, elle progresse sur les côtés de l'intestin, mais inégalement. Plus active vers la droite, elle rejoint bientôt le diverticule latéral droit de l'ébauche hépatique, se fusionne à lui et, se creusant d'une lumière, devient canal excréteur du foie destiné à remplacer le conduit hépatique primitif oblitéré.

Ainsi s'explique, pour KUPFFER, le débouché dorsal du canal hépatique primitivement ventral.

Vers la gauche, au contraire, le diverticule dorsal se dissocie en un amas de cellules lymphoïdes.

Malgré cette destinée curieuse et différente des deux diverticules de cette ébauche dorsale, KUPFFER n'hésite pas à considérer celle-ci comme pancréatique.

Mais BRACHET, en 1897, reprenant l'étude du développement du foie et du pancréas chez l'Ammocète, retrouve l'ébauche hépatique trilobée, il voit ses diverticules latéraux fournir exclusivement du foie, comme chez les Sélaciens, et peut suivre les différentes étapes de la migration ventro-dorsale du canal cholédoque.

Mais il n'observe aucun diverticule pancréatique, ni dorsal ni ventral.

Aussi en arrive-t-il à douter de l'existence même d'un pancréas chez l'Ammocète. Il a bien suivi le développement des follicules de Langerhans, qu'il considère comme des proliférations épithéliales se produisant en assez grand nombre aux dépens des couches profondes de l'épithélium du tube digestif, sans participation de la cavité intestinale, se montrant exclusivement sur tout le pourtour du point où l'intestin antérieur se continue dans l'intestin moyen.

Mais il ne croit pas qu'ils représentent un pancréas; tout au plus pourraient-ils rappeler les îlots de Langerhans du pancréas des Vertébrés supérieurs.

En somme, chez l'Ammocète, « le pancréas ne s'est pas encore isolé en une glande spéciale », d'après cet auteur.

Et cependant, à ce résultat négatif GIACOMINI vient opposer,

en 1900, la confirmation de l'existence d'un pancréas adulte chez *P. marinus* et *P. Planeri*. C'est un organe dépourvu de canaux excréteurs, constitué de glandules isolées incluses dans la paroi intestinale et d'une masse principale poussant du sommet de la valvule spirale jusque dans le hile du foie.

GIACOMINI y reconnaît deux variétés de cavités sécrétantes : les unes sont des tubes peu ramifiés, à épithélium pancréatique ordinaire, les autres des vésicules à épithélium sécréteur élevé, comparables aux îlots de Langerhans des Vertébrés supérieurs.

LAGUESSE, qui avait déjà vu, chez la Lamproie, le pancréas massif de GIACOMINI, se rallie, en 1906, à la description de l'auteur, après examen d'une de ses préparations.

Il discute la signification des vésicules épithéliales, qui forment une partie de cet organe et furent considérées par SCHNEIDER et par NESTLER comme résultant de la transformation des canaux hépatiques atrophiés, et pose la question de leur homologie avec les pancréas accessoires décrits chez le Rat par son élève DEBEYRE.

M. le professeur JULIN nous a fourni l'occasion d'étudier, à l'Institut zoologique de l'Université de Liège, la structure et le développement du pancréas chez *Petromyzon*.

Nous sommes profondément touché du dévouement avec lequel il a bien voulu nous offrir l'appui de sa haute expérience et les précieuses ressources de son laboratoire, pour l'exécution de ce travail.

M. le professeur HENNEGUY nous y a aidé de ses conseils éclairés : nous lui sommes vivement reconnaissant du bienveillant accueil qu'il nous a réservé au Laboratoire d'embryogénie comparée du Collège de France.

M. le professeur PRUVOT nous fait l'honneur d'accepter la présidence de notre thèse : c'est une dette de reconnaissance bien agréable pour nous s'ajoutant au souvenir profond que nous conservons de l'enseignement de ce maître.

II. — MATERIEL D'ETUDE

Nos observations ont porté d'abord sur une série de larves de *Petromyzon Planeri*, cultivées et préparées à la Station zoologique de Naples par M. le Dr Robert LEGROS, et mises obligeamment à notre disposition par M. le professeur JULIN, qui en était possesseur, savoir :

1. Jeunes Ammocètes de 35 jours, de longueur variant de 5 mm. 4 à 6 mm. 85.
2. Ammocètes de 40 jours, longues de 5 mm. 25 à 7 mm. 65.

Nous avons utilisé d'autre part tout un matériel de larves de *P. fluviatilis* recueilli aux environs de Liège et préparé par M. le professeur JULIN, et comprenant :

3. Ammocètes de 11 mm.
4. Ammocètes de 20 et de 21 mm.
5. Ammocètes de 34 mm.
6. Grandes Ammocètes de 12 cm.
7. Grandes Ammocètes de 14 cm.

Enfin, nous avons étudié la structure du pancréas adulte : d'une part, sur des préparations de *P. Planeri*, que nous remercions vivement M. le professeur VIALLETON d'avoir bien voulu nous communiquer et de nous autoriser à utiliser pour notre description; d'autre part, sur un individu de *P. marinus* recueilli à Visé, près de Liège.

Nous indiquerons, en cours de route, pour chacun des éléments de ce matériel, les particularités de conservation et de coloration.

III. — STRUCTURE DU PANCRÉAS CHEZ L'ADULTE

DESCRIPTION ANATOMIQUE

1° Chez *Petromyzon Planeri*.

Nous devons à l'obligeance de M. le professeur VIALLETON d'avoir pu étudier le pancréas de *P. Planeri* adulte sur diverses préparations appartenant à trois séries d'individus, débités en coupes transversales, frontales et sagittales.

Comme nous l'a signalé M. VIALLETON, il s'agit d'un matériel ancien et fixé totalement, malgré la grosseur de l'animal, au formol ou au liquide de Müller.

Bien que ne permettant pas d'observations cytologiques fines, il permet de décrire la disposition d'ensemble et la structure générale du pancréas.

Sur une coupe frontale (fig. 1), dans la profonde échancrure qui sépare en arrière les deux lobes du foie (*f*), apparaît l'intestin moyen (*int.m.*) libre à la partie inférieure, intimement uni, au contraire, à la partie supérieure du lobe droit par un pont de substance dont l'aspect diffère nettement de celui du foie et qui représente le pancréas (*pancr.*).

Il s'agit d'une masse, triangulaire à la coupe, reposant par sa base légèrement festonnée sur le foie, plongeant par son sommet dans la paroi contiguë de l'intestin qu'elle déprime vers sa lumière.

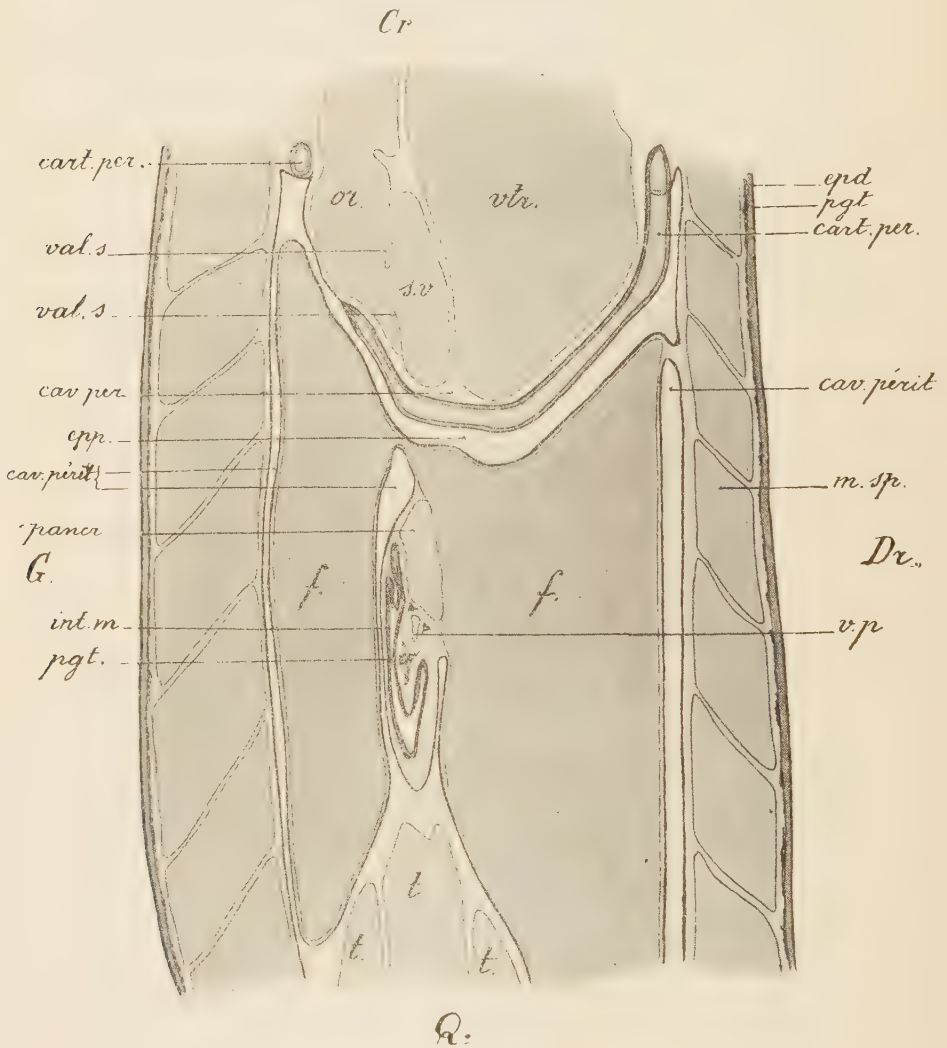
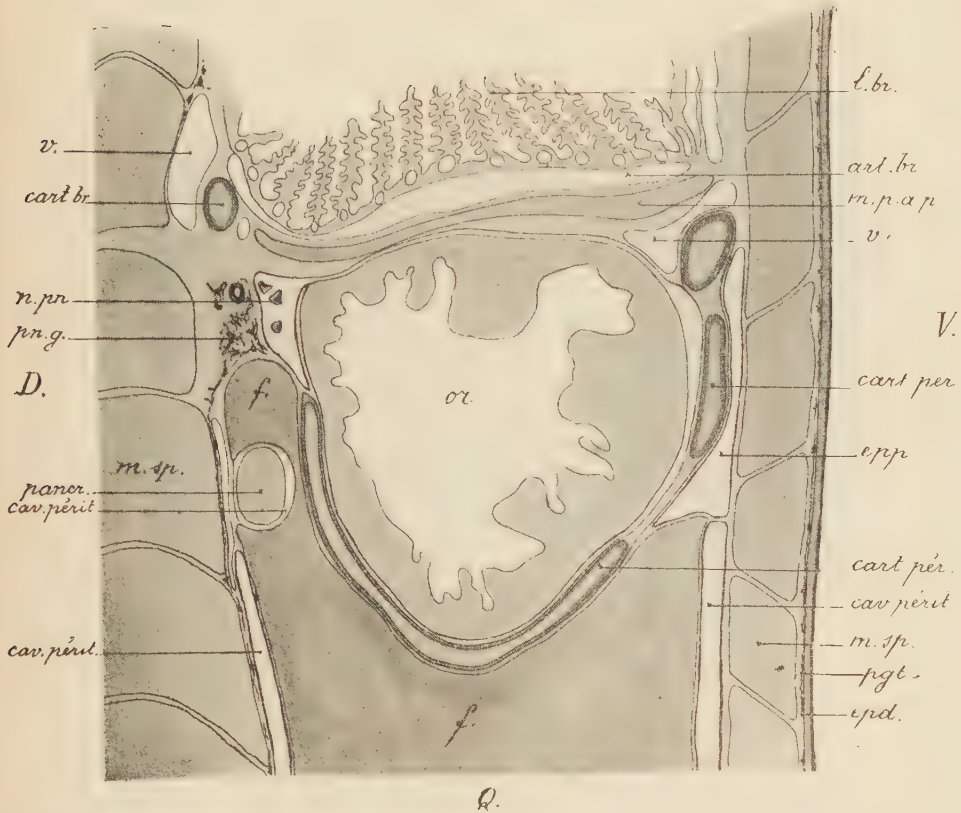


FIG. 1. — *Petromyzon Planeri* adulte (Ammocète) (Liquide de Müller, hématoxyline, éosine), 20 diamètres. Coll. VIALLETON. Coupe frontale intéressant la région du pancréas. — cart. per., cartilage péricardique; cav. per., cavité péricardique; cav. pèrit., cavité péritonéale; epd., épiderme; epp., espace post-péricardique; f., foie; int. m., intestin moyen; m. sp., muscle spinal ou de la paroi du corps; or., oreillette; pancr., pancréas; pgt., pigment; sv., sinus veineux; t., testicule; val. s., valvule sinuauriculaire; vp., veine porte; vtr., ventricule.

Cr



R.

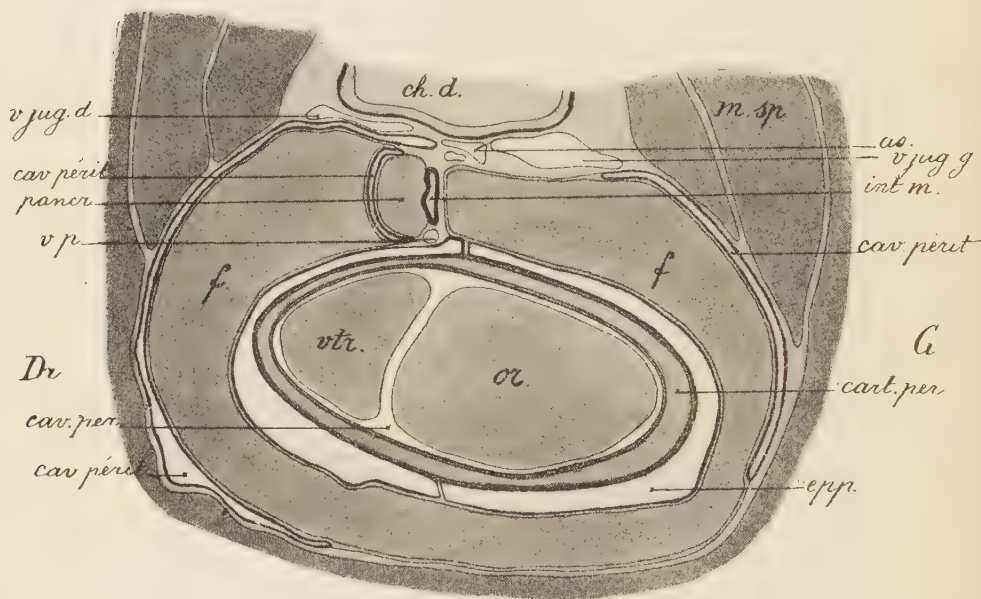
FIG. II. — *P. Planeri* adulte (Ammocète) (Liquide de Müller, hématoxyline, éosine), 20 diamètres. Coll. VIALLETON. Coupe sagittale intéressant la portion crâniale du pancréas. — *art. br.*, artère branchiale; *cart. br.*, cartilage branchial; *cart. per.*, cartilage péricardique; *cav. pér.*, cavité péritonéale; *epd.*, épiderme; *epp.*, espace post-péricardique; *f.*, foie; *l. br.*, lamelle branchiale de la 7^e poche branchiale; *m. pap.*, muscle de la paroi antérieure du péricarde; *m. sp.*, muscle spinal ou de la paroi du corps; *n. pr.*, 3 néphrostomes pronéphrotiques; *or.*, oreillette; *pancr.*, pancréas; *pgt.*, pigment; *pr. g.*, pronéphros gauche; *v.*, vaisseau.

A faible grossissement (20 diamètres), elle tranche nettement sur le parenchyme hépatique voisin par sa coloration différente, et par un aspect vacuolé s'opposant au caractère dense du tissu du foie.

On constate d'ailleurs aisément qu'elle en reste séparée, ici par une mince fente, prolongement de la cavité péritonéale, là par

une bande conjonctive, en sorte qu'en aucun point il n'existe de continuité. Il s'agit donc bien d'un organe distinct.

D.



V.

FIG. III. — *P. Planeri* adulte (Ammocète) (Liquide de Müller, hématoxyline, éosine), 20 diamètres. Coll. VIALLETON (figure 12 de la pl. IV). Coupe transversale intéressant la portion crâniale du pancréas. — ao., aorte; cart.per., cartilage péricardique; cav.périt., cavité péritonéale; ch.d., chorde dorsale; epp., espace post-péricardique; f., foie; int.m., intestin moyen; m.sp., muscle spinal ou de la paroi du corps; or., oreillette; pancr., pancréas; v., vaisseau; v.jug.d., veine jugulaire droite; v.jug.g., veine jugulaire gauche; v.p., veine porte; vtr., ventricule.

2° Chez *Petromyzon marinus*.

Nous avons étudié un individu adulte, recueilli dans la Meuse au moment de la ponte et fixé au formol. La région duodéno-hépatique extraite a été débitée en coupes transversales, colorées alternativement par l'hématoxyline au fer et par les méthodes de Mallory et de Curtis.

Le pancréas présente des dispositions analogues à celles que nous avons rencontrées chez *P. Planeri*.

Crânio-caudalement suivons l'organe.

D'abord situé entre le foie et l'intestin, il constitue une masse volumineuse, arrondie dans l'ensemble, mais tantôt régulière et tantôt découpée en lobes inégaux.

Partout entourée d'un tissu conjonctif abondant que les méthodes de Mallory et de Curtis mettent remarquablement en

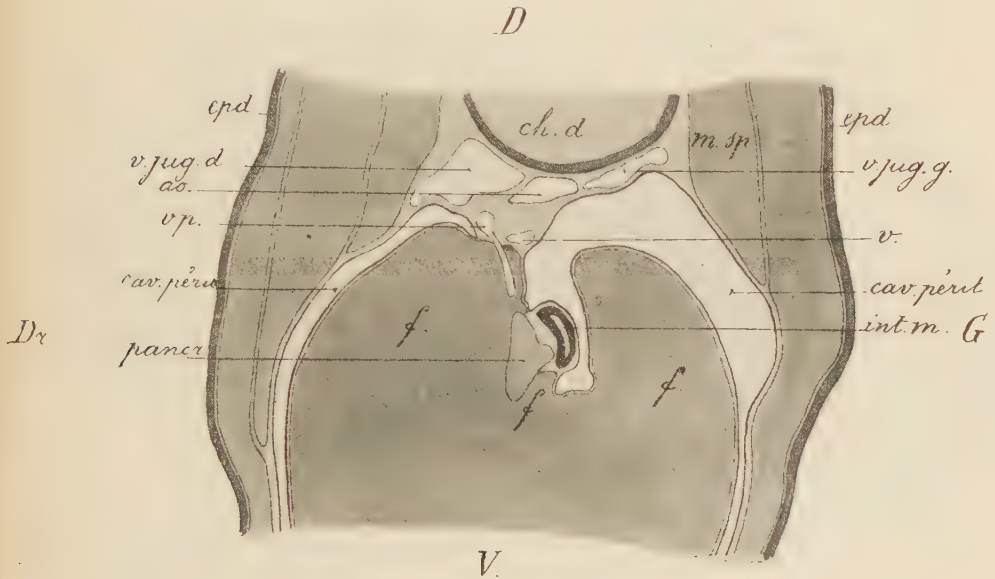


FIG. IV. — *P. Planeri* adulte (Ammocète) (formol, hématoxyline, éosine), 20 diamètres. Coll. VIALLETON. Coupe transversale intéressant la portion moyenne para-hépatique du pancréas. — *ao.*, aorte; *cav. pér.*, cavité péritonéale; *ch. d.*, chorde dorsal; *f.*, foie; *int. m.*, intestin moyen; *pancr.*, pancréas; *v. jug. d.*, veine jugulaire droite; *v. jug. g.*, veine jugulaire gauche; *v. p.*, veine porte.

évidence, le pancréas est uni par lui, d'un côté au foie, de l'autre à l'intestin, dont la lumière, aplatie et frangée en des plis multiples, s'étale en disque à son pourtour.

Plus caudalement, nous voyons l'organe, s'éloignant un peu du foie, séparer en deux la coupe de l'intestin. Il en déprime donc la paroi et plonge dans sa lumière. En même temps, pénétré par les vaisseaux et par les cloisons émanées du tissu conjonctif ambiant, il se scinde en lobule de plus en plus nombreux, et finit en s'essaimant en îlots séparés au point où commence le pli spiral.

La longueur totale de l'organe, mesurée dans le sens crânio-caudal, est de 7 mm. 5.

3° Description d'ensemble.

Si nous comparons nos recherches sur la topographie du pancréas d'une part chez *P. Planeri*, d'autre part chez *P. marinus*, nous constatons qu'il y a lieu de lui distinguer trois portions : crâniale, moyenne et caudale.

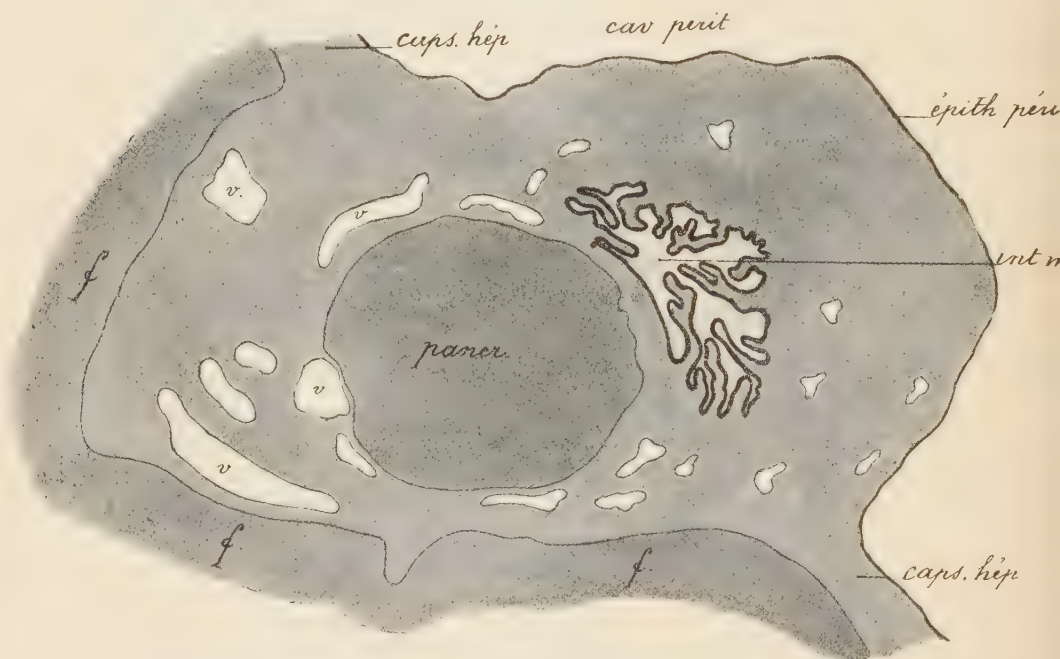


FIG. V. — *P. marinus* adulte (Ammocète) (sublimé acétique, hématoxyline ferrique, éosine), 20 diamètres. Coll. JULIN. Coupe transversale intéressant la portion para-hépatique du pancréas. — caps. hep., capsule hépatique; cav. perit., cavité péritonéale; épith. pér., épithélium péritonéal; f., foie; int. m., intestin moyen; pancr., pancréas.

La portion moyenne adhère à la fois à l'intestin moyen et au lobe droit du foie (fig. I, IV et V).

La portion crâniale, surtout bien individualisée chez *P. Planeri*, est séparée du lobe droit du foie par une fente cœlomique (cavité péritonéale) (fig. II et III).

Elle n'est pas conséquent adhérente qu'à l'intestin moyen (fig. III).

La portion crâniale, de même que la portion moyenne qui lui fait suite, constituent le pancréas massif (fig. I à V).

Par contre, la portion caudale, surtout bien développée chez *P. marinus* (fig. VI), constitue un pancréas disséminé (pancr.),

qui est uniquement en rapport avec la portion initiale de l'intestin moyen. Elle est composée de lobules isolés, logés contre l'épithélium intestinal, dans le tissu conjonctif du pli spiral.

Ces deux parties, pancréas massif et disséminé, avaient été déjà distinguées par LEGOUIS, chez *P. marinus*.



FIG. VI. — *P. marinus* adulte (Ammocète) (sublimé acétique, hématoxyline ferrique, éosine), 20 diamètres. Coll. JULIN. Coupe transversale intéressant la portion caudale (disséminée) du pancréas. — épith. pér., épithélium péritonéal; int. m., intestin moyen; pancr., pancréas.

Comme on le sait et ainsi que nos observations le confirment, le pancréas de *Petromyzon* est dépourvu de tout conduit excréteur. C'est donc une glande purement endocrine.

TEXTURE

Les données que nous avons pu recueillir sur la texture de *Petromyzon* chez l'adulte sont fort incomplètes, ce qui est dû en grande partie à la nature des réactifs fixateurs (liquide de Müller et sublimé acétique) qui ont servi à la préparation du matériel.

Nous les croyons cependant suffisantes pour établir qu'il s'agit bien d'un organe glandulaire.

Chez *P. Planeri* adulte, le pancréas consiste en une série de lobules et de lobulins essentiellement formés par des tubo-

alvéoles sécrétants. Ces tubo-alvéoles sont logés dans un tissu conjonctif abondamment pourvu de capillaires sanguins. La figure 12 (pl. IV) représente, examiné à 800 diamètres, un fragment de la coupe représentée par la figure III dans le texte (*P. Planeri*).

Si on la compare à la figure 11 pl. IV), qui représente un fragment du pancréas de l'Ammocète de même espèce et examinée au même grossissement, on est frappé par ce fait que les tubo-alvéoles ont un diamètre moindre.

Il en est de même du foie : la cavité, dite vésicule biliaire, que nous voyons chez l'Ammocète, si développée sur certaines coupes (fig. XII, *ves. bil.*), les conduits hépatiques que nous rencontrons sur la figure VIII (*c. hép.*), et le canal cholédoque dont nous connaissons la migration périintestinale si intéressante pendant les premiers stades du développement et dont nous voyons le débouché au côté gauche de l'intestin moyen; toutes ces voies d'excrétion ont disparu chez *Petromyzon*. Le processus en est malheureusement inconnu, comme beaucoup des phénomènes qui accompagnent la métamorphose de l'Ammocète. Quoi qu'il en soit, le foie de l'adulte fonctionne donc comme glande endocrine.

Ce caractère des glandes annexes de l'intestin moyen, chez *Petromyzon*, est un des points les plus remarquables de l'organisation de ces Cyclostomes, si particuliers à tant de points de vue. La cause doit en être cherchée, évidemment, dans leur éthologie et, en particulier, dans le semi-parasitisme qui a produit leur dégradation.

Ce fait est dû sans doute, ainsi qu'on peut aisément s'en apercevoir, à ce que la lumière des tubo-alvéoles est beaucoup plus restreinte, et qu'elle ne renferme que peu ou point de produit de sécrétion.

L'épithélium sécrétant est prismatique simple et le cytoplasme de ses cellules apparaît homogène, bien qu'il renferme de très fines granulations uniformément réparties.

La fig. 13 (pl. IV) représente un fragment de coupe transversale du pancréas de *P. marinus* adulte, qui, comme nous l'avons dit, avait été fixé au sublimé acétique.

Il est dessiné au même grossissement (800 diamètres).

Ce fragment comprend deux cordons pleins et une dilatation vésiculeuse.

L'un des cordons, *a*, est formé par des cellules claires dont le cytoplasme renferme de très fins granules colorés en bleu par

le Mallory, irrégulièrement disséminés dans le cytoplasme, mais surtout abondants dans une zone périnucléaire.

Dans la majeure partie de son étendue, ce cordon de cellules sécrétantes est très intimement appliqué contre la membrane basale. Toutefois, en un point de son étendue, il existe, entre la membrane basale et la face profonde des cellules sécrétantes, un petit espace péricellulaire parcouru par un réticulum de filaments granuleux dont les granulations très fines sont colorées en bleu.

Le *cordon b*, est, dans toute son étendue, circonscrit par un espace péricellulaire traversé par un réticulum de filaments granuleux colorés en bleu.

Dans les cellules de ce cordon, les fines granulations bleues sont beaucoup plus abondantes que dans celles du cordon *a*. Elles remplissent tout l'espace cellulaire.

Aussi ces cellules paraissent-elles plus foncées.

La *dilatation vésiculeuse* offre des caractères tout spéciaux. Délimitant la lumière centrale, un bel épithélium de cellules pyramidales. Parmi ces cellules, quelques-unes (trois) ont, comme les cellules du cordon *b*, la totalité de leur cytoplasme remplie de fines granulations que le Mallory a teintées en bleu.

Les autres cellules offrent à distinguer une zone apicale et une zone basale. Leur zone apicale, comprise entre la lumière et le noyau, est chargée de fines granulations colorées en bleu, qui même, dans quelques cellules, longent les parois latérales de la zone basale. Cette dernière est très nettement colorée en jaune et apparaît homogène.

Dans la lumière de la dilatation vésiculeuse aussi bien que dans l'espace péricellulaire très large, on distingue une sorte de coagulum formé par un réseau de filaments sur lesquels sont disséminées de fines granulations colorées en bleu. Ces granulations constituent même de véritables petits amas contre la face profonde des cellules sécrétantes, dans l'espace péricellulaire seulement.

Il convient de faire remarquer que de nombreux capillaires sanguins existent dans la trame conjonctive qui sépare cordons et vésicules.

Par la méthode de Mallory, toute la charpente conjonctive apparaît en bleu très foncé.

Et rien ne rappelle, dans cette structure, les îlots de Langerhans des Vertébrés supérieurs.

En résumé, les tubo-alvéoles pancréatiques semblent disposés, ici, de façon à recevoir dans leur lumière le produit de sécrétion des cellules qui en forment les parois. Or, nous savons l'absence de canaux excréteurs.

Nous observons donc, chez *Petromyzon*, ce fait bien particulier d'une glande bâtie sur le type exocrine et fonctionnant suivant le mode endocrine.

Mais la structure histologique de cet organe mériterait, avons-nous dit, de plus amples recherches.

IV. DÉVELOPPEMENT DU PANCRÉAS

Nous avons d'abord étudié toute une série de larves recueillies et préparées de jour en jour, à partir du 10^e jusqu'au 40^e après la fécondation.

Ce sont des larves de 35 à 40 jours qui nous ont montré les premières ébauches du pancréas.

Il s'agit du matériel préparé par M. le D^r LEGROS à la Station zoologique de Naples. Il avait été fixé au sublimé acétique :

Solution saturée de sublimé.....	100 parties.
Eau distillée	100 parties.
Acide acétique.	10 parties.

Les coupes ont été colorées sur porte-objet par la double coloration hématoxyline ferrique et éosine.

I. — LARVES DE *P. Planeri* (AMMOCÈTE) de 35 à 40 jours (5 mm. 4 à 7 mm. 65) (pl. I, fig. 1 et 2).

Nous avons étudié deux séries d'individus de 35 et de 40 jours.

Comme il arrive fréquemment, les individus d'une même série, bien que de même âge, ont présenté des longueurs assez dissemblables. Bien plus, des embryons d'âge différent se rapprochent par leurs dimensions équivalentes.

Série de 35 jours :

1 ^{er} individu.....	5 mm. 4
2 ^e individu.....	5 — 36
3 ^e individu.....	6 — 85

Série de 40 jours :

1 ^{er} individu.....	5 mm. 25
2 ^e individu.....	5 — 42
3 ^e individu.....	6 — 66
4 ^e individu.....	7 — 65

Aussi étudierons-nous simultanément ces deux séries.

Les résultats de leur étude peuvent être rapprochés.

Nous nous occuperons des dispositions réalisées chez un individu de 40 jours, long de 5 mm. 25 (pl. I, fig. 1 et 2).

A ce stade, le foie est complètement séparé, à la droite de l'intestin moyen auquel il n'est rattaché que par le canal cholédoque. Celui-ci, après avoir contourné de droite à gauche la face dorsale de l'intestin moyen, débouche sur la face latérale gauche de ce dernier (fig. 2, pl. I).

C'est alors seulement que nous voyons apparaître l'organe pancréatique par deux groupes d'ébauches, intestinales et cholédocienne.

A. Ebauche cholédocienne.

Un renflement se produit sur le pourtour ventral de la paroi du cholédoque (*éb.pancr.ch.*, fig. 1, pl. I), peu en avant de l'abouchement du canal dans l'intestin.

C'est un bourgeon plein, émanant de la seule paroi du conduit hépatique sans participation aucune de sa lumière.

Il pousse crânialement en s'isolant de la paroi qui lui a donné naissance au point d'apparaître complètement séparé d'elle, à son extrémité libre, comme on peut le constater sur la coupe qui précède celle que nous avons représentée fig. 1. Sa longueur est, à ce stade et sur l'individu examiné, de 25 μ depuis sa base d'implantation jusqu'à son extrémité libre.

Une membrane conjonctive nette en limite le pourtour.

Les éléments cellulaires présentent les mêmes caractères que dans la paroi du conduit hépatique; les noyaux sont clairs, finement chromatiques, mais s'entassent au nombre de 6 ou 7 par coupe.

Ce bourgeon cholédocien est unique et, sur les sept individus de 35 ou de 40 jours considérés, il se présente avec une situation fixe et des caractères histologiques identiques.

L'existence d'ébauches pancréatiques cholédociennes chez *Petromyzon* n'avait pas été constatée par nos prédécesseurs.

Dans une communication à la troisième Assemblée de l'Union zoologique italienne, GIACOMINI fait allusion à la part minime que prend le cholédoque, par quelques follicules glandulaires issus de son épithélium, à la transformation de l'organe de Langerhans d'Ammocète en le pancréas de *Petromyzon*.

La courte note du *Rendiconto Estratto dal Monitore Zoologico Italiano* ne nous a pas renseigné davantage sur les faits observés par cet auteur.

B. Ebauches intestinales.

Pour en comprendre la disposition, il faut savoir que, au point

où l'intestin antérieur se continue avec l'intestin moyen, deux bourrelets se forment aux dépens de l'intestin moyen, par suite d'une sorte d'invagination de l'intestin antérieur dans ce dernier.

Ils sont à ce stade, orientés dorso-ventralement et de plus caudo-crânialement, en sorte que, sur les coupes suivies d'avant en arrière, c'est le bourrelet ventral qui se montre le premier

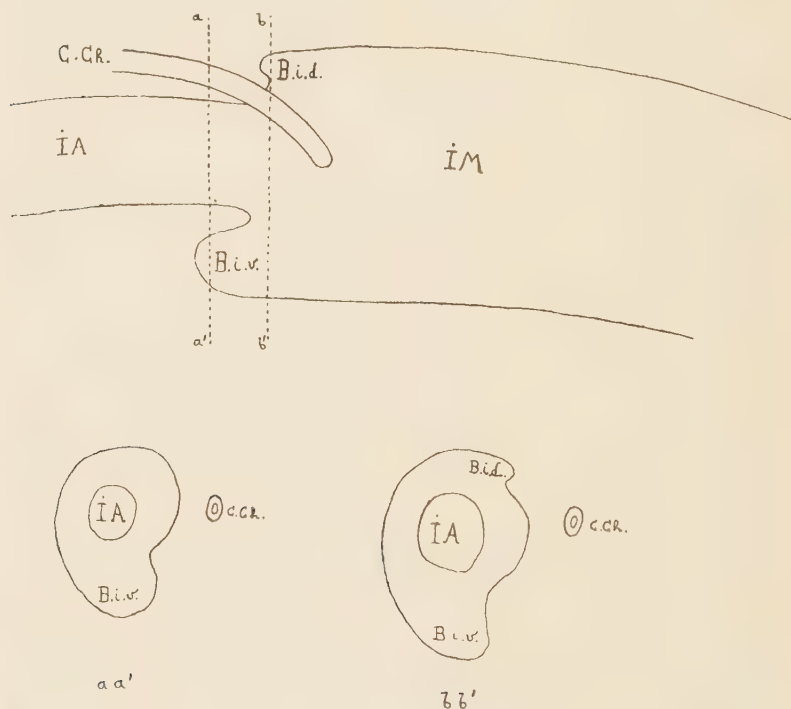


SCHÉMA montrant la disposition des bourrelets d'invagination de l'intestin antérieur dans l'intestin moyen. — 1, vue latérale gauche montrant la zone du passage de l'intestin moyen; 2, coupe transversale suivant *a a'* au niveau du bourrelet intestinal ventral; 3, coupe transversale suivant *b b'* au niveau des bourrelets dorsal et ventral. — *B. i. d.*, bourrelet intestinal dorsal; *B. i. v.*, bourrelet intestinal ventral; *C. Ch.*, canal cholédoque; *I. A.*, intestin antérieur; *I. M.*, intestin moyen.

ou qui, plus caudalement, reste le mieux développé. C'est au niveau de ces bourrelets que vont se produire les ébauches pancréatiques.

Observons leur mode de formation, sur les coupes transversales suivies d'avant en arrière, à partir de la portion terminale de l'intestin antérieur.

Avant que n'apparaisse le bourrelet ventral, nous voyons poindre un bourgeon ovalaire, libre dans le mésenchyme inter-

posé entre l'épithélium élevé de l'intestin antérieur et la splanchnopleure. C'est une masse pleine, contenant une dizaine de noyaux présentant les mêmes caractères que ceux de l'ébauche cholédocienne visible au même niveau.

Puis le bourrelet se dessine (pl. I, fig. 1) (*brt.int.v.*), constitué par une masse d'éléments cellulaires, dont les noyaux sont surtout caractérisés par un nucléole en général unique et assez volumineux.

Ces cellules à gros karyosomes font manifestement partie de l'épithélium intestinal. Mais, à la périphérie du bourrelet, trois îlots se distinguent par leurs noyaux plus réfringents, à contours nets et à nucléoles petits et multiples.

Ils sont arrondis, les mieux accusés occupent les bords du bourrelet et, tandis que le droit est plein, au niveau du gauche les éléments cellulaires se sont manifestement groupés autour d'une lumière centrale encore virtuelle : il s'agit dès lors d'un cordon (fig. 1, pl. I, *c.pancr.int.v.*) dont le bourgeon plein, observé sur la coupe précédente, n'était que le fond.

Les coupes suivantes nous conduisent en plein bourrelet. Ici, les noyaux innombrables tranchent absolument sur ceux de l'épithélium intestinal par leur nucléole unique, gros et de volume croissant vers le dehors.

Or, à la périphérie du bourrelet, entre les éléments à nucléole énorme que nous venons de décrire, s'en montrent d'autres à noyau finement granuleux, les uns isolés en bordure, les autres déjà groupés en îlots. Il est facile de suivre leur continuité avec les amas précédemment décrits. Ils en sont l'origine.

Mais, en même temps, commence à se montrer le bourrelet dorsal et, à son niveau, d'abord amas conglomérés puis éléments isolés marquent l'ébauche pancréatique, moins développée comme le bourrelet lui-même (fig. 2, pl. I).

Les ébauches intestinales procèdent donc, au niveau des bourrelets, d'une sorte de bande de prolifération continue, étalée à la périphérie, et poussant crânialement en bourgeons pleins.

Sur un individu de 35 jours, long de 5 mm. 4, nous surprenons, en effet, le début de cette prolifération. Ici, les cellules de l'assise profonde de l'épithélium intestinal commencent à se différencier, pour constituer la première ébauche des deux bandes pancréatiques intestinales. Mais il n'existe pas encore de dilatation, et toute la bande fait encore partie, dans toute sa longueur et dans les deux bourrelets, de l'épithélium intestinal.

Une disposition semblable se voit sur la figure 2 (pl. I) (*cell. pancr.*), qui représente une coupe intéressant le bourrelet dorsal de la même larve (40 jours) que celle de la figure 1. Remarquons que les bandes pancréatiques sont ici situées à la périphérie des bourrelets, en dehors d'eux par rapport à l'axe de l'intestin. Nous les verrons, plus tard, se disposer en dedans des bourrelets, c'est-à-dire vers l'axe de l'intestin.

En résumé, chez *P. Planeri*, les premières ébauches du pancréas apparaissent simultanément chez des larves de 35 à 40 jours après la fécondation.

Ces ébauches sont au nombre de trois : deux sont intestinales, la troisième cholédocienne.

L'ébauche cholédocienne est un cordon plein qui se forme aux dépens de l'épithélium du cholédoque à la face ventrale de ce canal, au voisinage de son débouché dans l'intestin moyen.

Les deux ébauches intestinales procèdent, par délamination de l'assise des cellules basales, de deux bourrelets que forme l'épithélium de l'intestin moyen au voisinage de sa continuité avec l'intestin antérieur.

A ce stade donc, les formations que nous considérons comme le pancréas dérivent :

D'une part de la face ventrale de la paroi du cholédoque au voisinage du débouché ;

D'autre part, de l'épithélium des bourrelets d'invagination de l'intestin antérieur dans l'intestin moyen. L'ébauche, unique sur le cholédoque, est double sur l'intestin. Les deux sont contemporaines.

De ces deux bourrelets intestinaux, l'un est dorsal et l'autre ventral, celui-ci plus étendu.

Les ébauches pancréatiques intestinales correspondantes qui, comme nous le verrons dans la suite, deviendront les deux cordons pancréatiques intestinaux, sont par conséquent, par leur situation, l'une dorsale moins étendue, l'autre ventrale plus étendue. Elles regardent en dehors de l'axe des bourrelets.

Ces dénominations n'ont rien à voir avec les expressions consacrées de pancréas ventral et de pancréas dorsal ; elles sont purement topographiques. D'ailleurs, et nous discuterons ce point dans la suite de ce travail, à notre avis les expressions de pancréas dorsal et pancréas ventral sont défectueuses et les termes de pancréas intestinal et pancréas cholédocien doivent leur être préférés.

II. LARVES DE *P. fluviatilis* (AMMOCÈTE) 11 mm. (fig. VII dans le texte et pl. II fig. 3).

Cette larve, de même que les autres Ammocètes de *P. fluviatilis* que nous allons examiner, ont été recueillies librement dans la vase. Elles ne proviennent donc pas, comme nos larves de *P. Planeri*, d'une culture organisée méthodiquement.

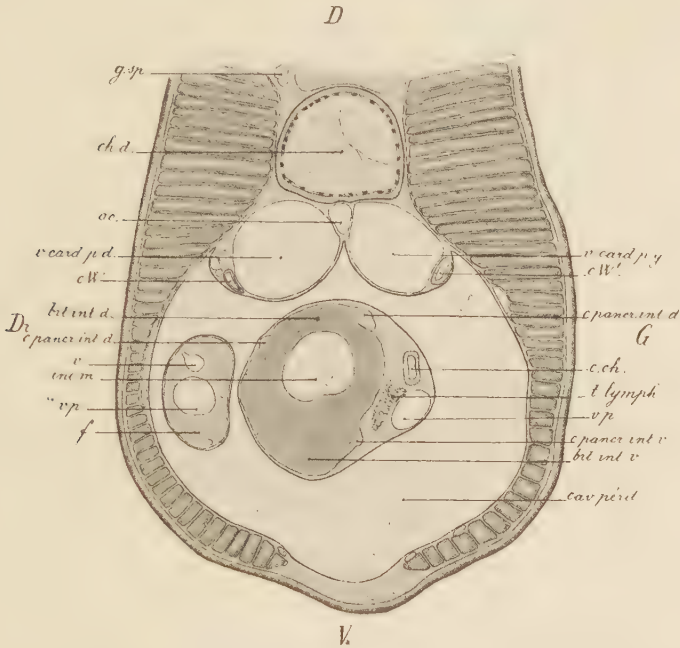


FIG. VII. — Larve de *P. fluviatilis* (Ammocète), longue de 11 mm (sublimé, carmin boracique), 100 diamètres. Coll. JULIN (figure 3 de la pl. II). Coupe transversale intéressant l'origine de l'intestin moyen. — On distingue, dans le bourrelet intestinal dorsal, l'ébauche du cordon pancréatique correspondant, que la coupe intéresse dans presque toute son étendue. L'ébauche du cordon pancréatique intestinal ventral, par contre, n'est intéressée qu'à l'extrémité gauche du bourrelet correspondant. — *ao.*, aorte; *brt.int.d.*, bourrelet intestinal dorsal; *brt.int.v.*, bourrelet intestinal ventral; *c.pancr.int.d.*, cordon pancréatique intestinal dorsal; *c.pancr.int.v.*, cordon pancréatique intestinal ventral; *c.W.*, portion du canal de Wolff interposée entre le phronéphros et le mésonephros; *cav.périt.*, cavité péritonéale; *ch.d.*, chorde dorsale; *epd.*, épiderme; *f.*, foie; *g.sp.*, ganglion spinal; *int.m.*, intestin moyen; *t.lymph.*, tissu lymphoïde; *v.*, vaisseau; *v.p.*, veine porte.

Bien que ses organes soient sensiblement au même stade de développement que ceux de la larve de 40 jours, longue de 5 mm. 25, de *P. Planeri* que nous venons de décrire, la larve de *P. fluviatilis* qui nous occupe maintenant, non seulement est de

taille double, mais son ébauche pancréatique cholédocienne ne se montre pas encore.

D'autre part, ses ébauches pancréatiques intestinales dorsale et ventrale sont à peine aussi développées que chez la larve de 40 jours de *P. Planeri*.

L'une et l'autre ne nous montrent encore, indépendante et détachée de l'épithélium de l'intestin moyen, que l'extrémité gauche du futur cordon pancréatique, dirigée vers le canal cholédoque (fig. 3, pl. II, *c.pancr.int.v.*).

Dans le reste de leur étendue, les deux ébauches ne sont encore représentées, sur les coupes, que par des groupes de cellules différenciées (*cell.pancr.*) de l'assise profonde des deux bourrelets ventral et dorsal (*brt.int.v.* et *brt.int.d.*) de l'intestin moyen (*int.m.*).

Néanmoins, ces groupes cellulaires forment dans leur ensemble une bande à peu près continue, ce dont on peut s'assurer en comparant toutes les coupes successives qui les intéressent.

Nous sommes tenté de considérer cette différence comme un caractère spécifique.

Si notre manière de voir est exacte, il en résulterait que, chez *P. fluviatilis*, les ébauches des deux cordons pancréatiques intestinaux apparaissent d'une façon plus précoce que l'ébauche cholédocienne; ainsi que nous le verrons, cette dernière existe, manifestement et déjà bien formée, chez l'Ammocète de *P. fluviatilis*, longue de 20 à 21 mm.

III. LARVES DE *P. fluviatilis* (AMMOCÈTE), de 20 et 21 mm. (fig. VIII, IX, X, XI et XII dans le texte; planche II, fig. 4, 5 et 6; pl. III, fig. 7 et 8).

Les individus, fixés au sublimé puis coloré en masse au carmin boracique, ont été débités en coupes transversales, sagittales et frontales.

Les coupes transversales (fig. VIII) donnent, à faible grossissement (66 diamètres), une idée d'ensemble de la topographie des organes.

Le foie occupe la partie droite de la cavité péritonéale et déborde ventralement la ligne médiane vers la gauche.

Le tube intestinal, au niveau de la zone de passage de l'intestin antérieur à l'intestin moyen, montre simultanément à la coupe :

1° Dorsalement, face à la chorde et à l'aorte, l'intestin antérieur (*int. a.*) reconnaissable à la hauteur et au plissement de son épithélium ;

2° Les deux bourrelets d'invagination de l'intestin moyen (*brt.int.v.*) l'un ventro-droit plus développé, c'est-à-dire apparu plus crânialement, l'autre dorso-gauche (*brt.int.d.*), en retrait.

D.

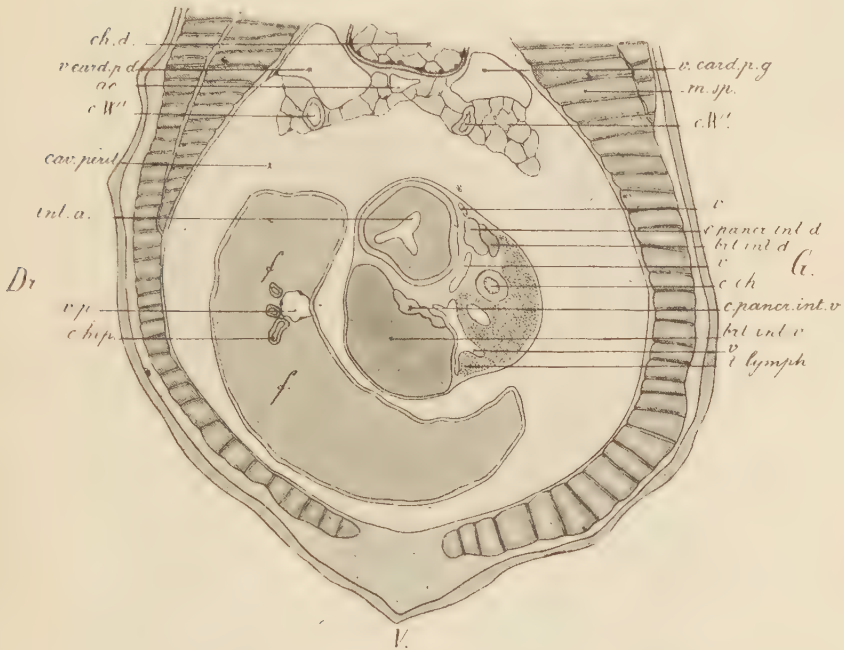


FIG. VIII. — Larve de *P. fluviatilis* (Ammocète), longue de 20 m/m (sublimé, carmin boracique), 66 diamètres. Coll. JULIN. Coupe transversale intéressant tangentielllement les bourrelets ventral et dorsal de l'intestin moyen, ainsi que les cordons pancréatiques correspondants. Ces derniers proéminent dans le tissu conjonctif qui remplit le sillon interposé entre le débouché de l'intestin antérieur dans l'intestin moyen. — *ao.*, aorte; *brt.int.v.*, bourrelet intestinal dorsal; *brt.int.v.*, bourrelet intestinal ventral; *c.ch.*, canal cholédoque; *c.hép.*, conduits hépatiques; *c.pancr.int.d.*, cordon pancréatique intestinal dorsal; *c.pancr.int.v.*, cordon pancréatique intestinal ventral; *c.W.*, portion du canal de Wolff interposée entre le pronéphros et le mésonephros; *cav.périt.*, cavité péritonéale; *ch.d.*, chorde dorsal; *epd.*, épiderme; *f.*, foie; *int.a.*, intestin antérieur; *m.sp.*, muscle spinal ou de la paroi du corps; *t.lymph.*, tissu lymphoïde; *v.*, vaisseau; *v.card.p.d.*, veine cardinale postérieure droite; *v.card.p.g.*, veine cardinale postérieure gauche; *v.p.*, veine porte.

L'un et l'autre sont coupés tangentielllement.

3° Entre les bourrelets, l'extrémité antérieure du tissu lymphoïde (*t.lymph.*) entoure complètement la veine porte et em-

brasse en demi-anneau le cholédoque avant son débouché dans l'intestin moyen.

La topographie d'ensemble connue, étudions maintenant les coupes sagittales (fig. IX, X et XI dans le texte, pl. II, fig. 4, 5 et 6).

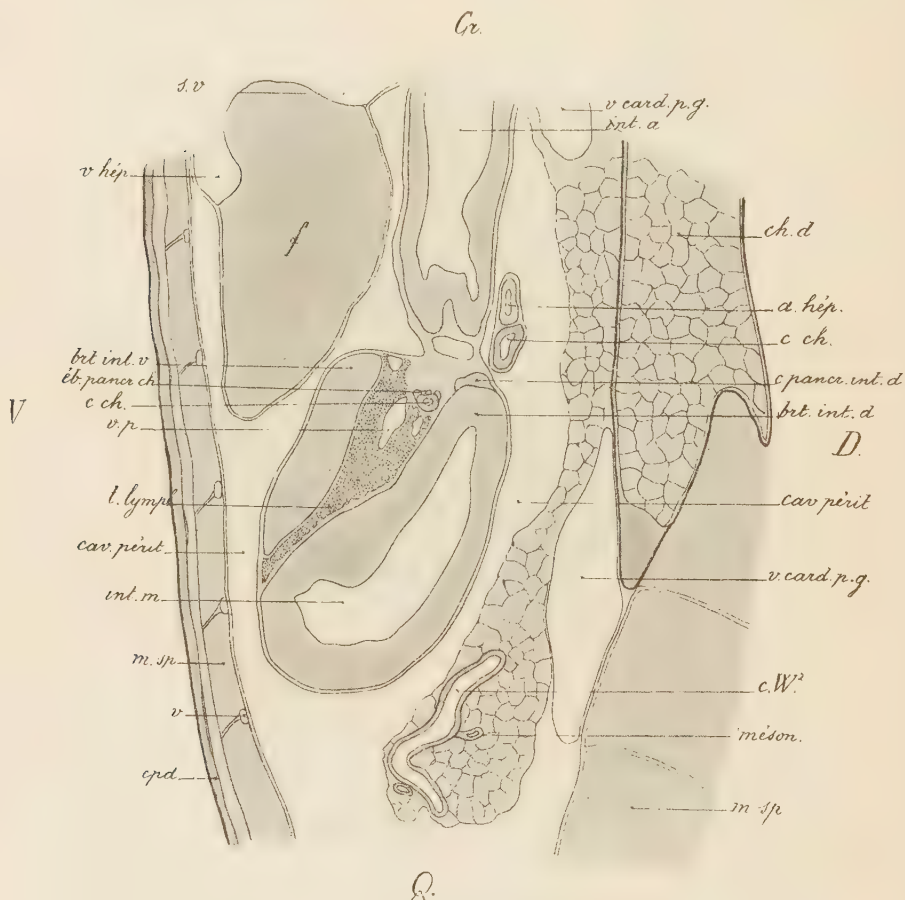


FIG. IX. — Larve de *P. fluviatilis* (Ammocète), longue de 21 m/m (sublimé, carmin boracique), 54 diamètres. Coll. JULIN (fig. 4 de la planche II). Coupe sagittale intéressant le cordon pancréatique intestinal dorsal et l'ébauche cholédocienne du pancréas. — *brt.int.d.*, bourrelet intestinal dorsal; *brt.int.v.*, bourrelet intestinal ventral; *c.ch.*, canal cholédoque; *c.pancr.int.d.*, cordon pancréatique intestinal dorsal; *c.W²*, partie du canal de Wolff correspondant au mésonephros; *cav.périt.*, cavité péritonéale; *ch.d.*, chorde dorsale; *éb.pancr.ch.*, ébauche cholédocienne; *epd.*, épiderme; *f.*, foie; *int.a.*, intestin antérieur; *int.m.*, intestin moyen; *m.sp.*, muscle spinal ou de la paroi du corps; *mèsôn.*, mésonephros; *s.v.*, sinus veineux; *t.lymph.*, tissu lymphoïde; *v.*, vaisseau; *v.card.p.g.*, veine cardinale postérieure gauche; *v.hép.*, veine hépatique; *v.p.*, veine porte.

Nous y voyons la partie du tractus intestinal répondant à l'intestin antérieur (*int.a.*) et à l'intestin moyen (*int.m.*), interposée

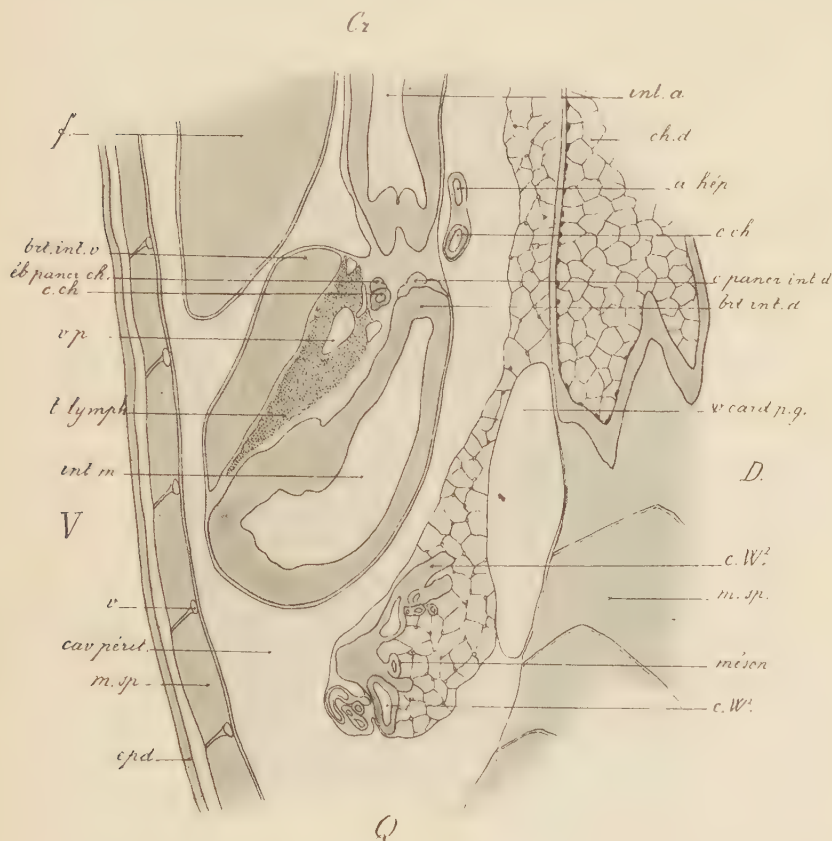


FIG. X. — Larve de *P. fluviatilis* (Ammocète), longue de 21 m/m (sublimé, carmin boracique), 54 diamètres. Coll. JULIN (fig. 5 de la pl. II). Coupe sagittale intéressant le cordon pancréatique intestinal dorsal et l'ébauche cholédocienne du pancréas. Cette figure représente la coupe immédiatement voisine de la précédente (fig. IX). — *a. hép.*, artère hépatique; *brt.int.v.*, bourrelet intestinal ventral; *c.ch.*, canal cholédoque; *c.pancr.int.d.*, canal pancréatique intestinal dorsal; *c.W²*, partie du canal de Wolff correspondant au mésonephros; *cav.périt.*, cavité péritonéale; *ch.d.*, chorde dorsale; *eb.pancr.ch.*, ébauche cholédocienne; *epd.*, épiderme; *f.*, foie; *int.a.*, intestin antérieur; *int.m.*, intestin moyen; *m.sp.*, muscle spinal ou de la paroi du corps; *mésonephros*; *t.lymph.*, tissu lymphoïde; *v.*, vaisseau; *v.card.p.g.*, veine cardinale postérieure gauche; *v.p.*, veine porte.

entre le foie ventralement (*f*) et dorsalement cette région des bourrelets urinaires qui, reliant le pronéphros à l'ébauche du

mésonephros (*méson.*), est uniquement formée par le canal de Wolff.

Entre le débouché de l'intestin antérieur dans l'intestin moyen,

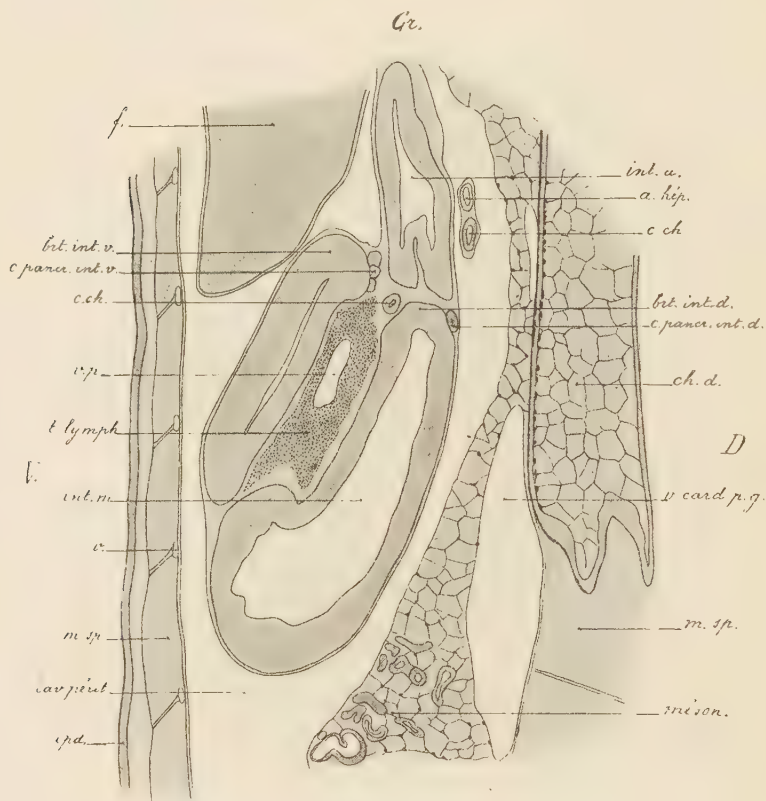


FIG. XI. — Larve de *P. fluviatilis* (Ammocète), longue de 21 m/m (sublimé, carmin boracique), 54 diamètres. Coll. JCLIN (fig. 6 de la pl. II). Coupe sagittale intéressant le cordon pancréatique intestinal ventral et une faible partie du cordon dorsal. — *a. hép.*, artère hépatique; *c. ch.*, canal cholédoque; *c. pancr. int. d.*, cordon pancréatique intestinal dorsal; *c. pancr. int. v.*, cordon pancréatique intestinal ventral; *cav. pér.*, cavité péritonéale; *ch. d.*, chorde dorsale; *epd.*, épiderme; *f.*, foie; *int. a.*, intestin antérieur; *int. m.*, intestin moyen; *m. s. p.*, muscle spinal ou de la paroi du corps; *més.*, mésonephros; *t. lymph.*, tissu lymphoïde; *v.*, vaisseau; *v. card. p. g.*, veine cardinale postérieure gauche; *v. p.*, veine porte.

se montre un sillon délimité par les bourrelets d'invagination, le ventral (*brt. int. v.*) en avance.

Comme nous l'avons vu précédemment sur le dorsal (*brt. int.d.*), ces coupes sont particulièrement démonstratives pour

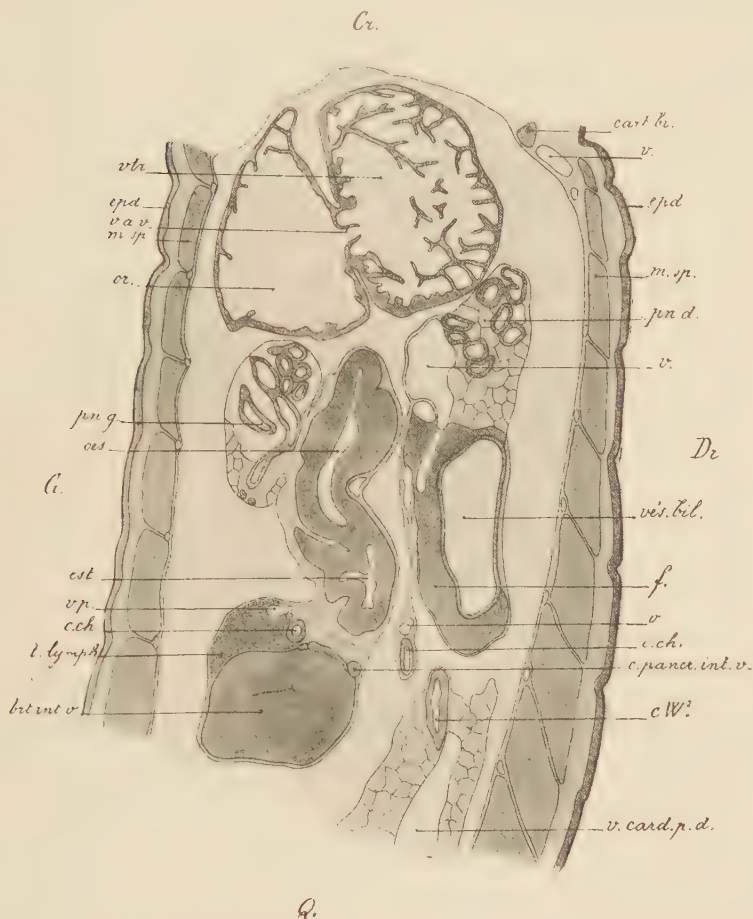


FIG. XII. — Larve de *P. fluviatilis* (Ammocète), longue de 21 m/m (sublimé, carmin boracique), 54 diamètres. Coll. JULIN (fig. 7 et 8 de la pl. III). Coupe frontale intéressant le cordon pancréatique intestinal ventral. — *br. int. v.*, bourrelet intestinal ventral; *c. ch.*, canal cholédoque; *c. W.*, partie du canal de Wolff correspondant au mésonéphros; *c. pancr. int. v.*, canal pancréatique intestinal ventral; *cart. br.*, cartilage branchial; *epd.*, épiderme; *f.*, foie; *m. s. p.*, muscle spinal ou de la paroi du corps; *ars.*, œsophage; *or.*, oreillette; *p. n. d.*, pronéphros droit; *p. n. g.*, pronéphros gauche; *v. a. v.*, valvule auriculo-ventriculaire; *v. card. p. d.*, veine cardinale postérieure droite; *ves. bil.*, vésicule biliaire; *v. p.*, veine porte; *vtr.*, ventricule.

A. Ébauche cholédocienne (fig. IX et X dans le texte ; pl. II, fig. 4 et 5, *éb.pancr.ch.*).

Elle apparaît comme un diverticule plein de l'épithélium de la paroi ventrale du cholédoque, sorte de cordon qui pousse crânialement en entourant toute la demi-circonférence du canal. Dans sa partie initiale (pl. II, fig. 4), ce cordon se soulève en pente douce; puis sa saillie s'accroît progressivement, au point de surplomber en cimier la partie antérieure du canal.

Son extrémité terminale, devenue très volumineuse, est pénétrée par un capillaire sanguin (*cap.s.*) qui la clive en deux parties. Le bourgeon qui apparaît, sur la pl. II, fig. 4, accolé à la paroi dorso-crâniale du cholédoque, n'est que l'extrémité avancée de ce long cordon ansiforme.

Les rapports de cette ébauche avec la paroi cholédocienne méritent d'être précisés. A son origine, elle se détache nettement de l'épithélium dont les noyaux semblent faire éruption pour la former, sans qu'aucune membrane puisse être décelée entre les deux.

Vers l'avant, au contraire, la limitante externe de l'épithélium reparait, et le bourgeon pancréatique ne lui est plus qu'accolé, jusqu'à le surplomber franchement à sa terminaison.

D'où l'impression d'un bourgeon qui, né d'un point limité de la paroi cholédocienne ventrale, a contourné, en s'accroissant, la face dorsale du canal.

Quant à sa texture, cette ébauche consiste en un cordon d'éléments épithéliaux assez mal limités, dont les noyaux, peu chromatiques, tranchent par leur état clair sur ceux plus foncés de l'épithélium cholédocien.

Il est très remarquable que, sur deux coupes successives, nous observions, dans l'épithélium du cholédoque, quatre cinèses répondant toutes à la zone de prolifération : c'est un indice manifeste de l'activité formatrice de ces éléments.

En somme, à ce stade, une ébauche pancréatique, déjà assez allongée, se détache d'un point limité du cholédoque et pousse de là en un cordon qui en contourne la paroi dorsale.

B. Ébauches intestinales.

Les mêmes coupes sagittales nous montrent, à des niveaux différents, les ébauches naissant de l'un et l'autre bourrelet intestinal. Ces ébauches qui : 1° au stade de 5 à 7 mm., occupaient la périphérie des bourrelets, orientées par conséquent en dehors de l'axe, et se rejoignaient presque à leurs confins; 2° qui, au stade de 11 mm., tendaient déjà à converger vers le cholédoque;

se montrent, au stade de 20 et 21 mm., d'une part localisées au pourtour crânial de ces bourrelets, d'autre part orientées vers l'axe dans la direction du canal cholédoque, et cela d'autant plus que la proéminence du bourrelet est plus accentuée; c'est ainsi que nous observons cette conversion plus nette au niveau du bourrelet ventral, en avance nous le savons sur le bourrelet dorsal.

Cette topographie très remarquable des ébauches intestinales est en relation évidente avec le développement des bourrelets qui leur donnent naissance. Il faut imaginer, en effet, que les ébauches nées à leur pourtour se sont trouvées peu à peu entraînées vers l'axe par leur invagination même.

Elles se présentent sous la forme d'une calotte occupant le culmen du bourrelet, et constituée par une série d'éléments analogues aux bourgeons isolés des stades précédents, mais rapprochés ici en un cordon moniliforme, irrégulièrement boursofflé vers l'extérieur, fondu au contraire sur le bourrelet, auquel il s'adapte en le déprimant légèrement suivant une ligne sinueuse (Cf. fig. IX, X et XI dans le texte; fig. 4, 5 et 6, pl. II).

Leur texture est la même que celle de l'ébauche pancréatique : il s'agit de bourgeons pleins.

Sur la pl. II, fig. 5, le plus volumineux des renflements semble creusé d'une lumière; il ne s'agit en réalité, comme nous l'avons observé au niveau de l'ébauche cholédocienne, que de la traversée du cordon par un capillaire sanguin dont l'endothélium est reconnaissable.

Mais, sur les coupes sagittales que nous venons d'étudier, les cordons pancréatiques se sont montrés, sur l'un et l'autre bourrelet, séparés de l'épithélium intestinal par une membrane limitante nette, et rien ne nous a permis de préciser leur origine.

Les coupes frontales vont être, à ce point de vue, plus instructives (fig. XII dans le texte).

La première observée (pl. III, fig. 7) montre déjà sur le bourrelet intestinal ventral (*brt.int.v.*), à côté d'un bourgeon périphérique régulièrement arrondi, très nettement contouré et sans continuité avec l'épithélium sous-jacent, tout le reste du cordon à peine séparé de l'épithélium par une limite extrêmement vague et, en tout cas, entamant celui-ci d'une façon évidente.

Sur la coupe suivante (fig. 8), toute trace de limitation a disparu. Bien plus, les éléments du cordon sont comme incorporés à l'épithélium dont la membrane profonde passe maintenant nettement à leur surface, vallonnée par leur soulèvement même.

Le cordon pancréatique donne donc l'impression nette d'émaner de l'épithélium intestinal.

L'étude de sa texture va nous le démontrer (fig. 7 et 8, pl. III). Partons, en effet, de l'épithélium intestinal. A distance du bourrelet, celui-ci apparaît formé d'une assise unique de cellules très élevées, parmi lesquelles il est aisé de reconnaître deux variétés; les unes, à protoplasma clair et à noyau ovalaire allongé suivant l'axe; les autres, à protoplasma granuleux et à noyau arrondi pourvu d'un gros karyosome.

Or, en une zone répondant strictement au cordon pancréatique, brusquement l'épithélium change de caractères. Il se stratifie en une bande d'éléments cellulaires qui semble s'irradier en gerbe de la lumière de l'intestin vers son pourtour, s'alignant même sur les confins en rangées plus ou moins régulières et parallèles. Et, à ce niveau, les noyaux présentent tous le même aspect : arrondis ou ovalaires, ils sont clairs et pourvus d'un nucléole petit et unique. Certains d'entre eux, voisins de la surface, petits et très chromatiques, semblent au stade de télophase. Et l'on passe insensiblement de ces éléments, appartenant encore à l'épithélium intestinal, à ceux qui constituent l'ébauche pancréatique et ne s'en distinguent que par le volume plus considérable des noyaux.

Nous nous sommes demandé si une obliquité de coupe ne pouvait pas produire cette apparence de stratification de l'épithélium du bourrelet; mais, nous voyons celle-ci s'édifier en une zone répondant au cordon pancréatique, strictement limitée à ses extrémités et, à son niveau, les noyaux présenter les caractères très particuliers que nous venons de décrire.

Nous nous trouvons donc en présence d'un « cône d'émission » pancréatique caractérisé par une prolifération active des éléments de l'épithélium intestinal, sans participation aucune de la lumière du canal et limité exactement aux bourrelets d'invagination. Tel est le mode de ces ébauches pancréatiques d'origine intestinale.

Chez l'Ammocète de *P. fluviatilis*, longue de 20 à 21 mm., le pancréas est donc caractérisé :

1° D'une part, par le développement progressif des deux ébauches pancréatiques intestinales observées chez la larve de 11 mm.;

2° D'une part, par la présence d'une ébauche cholédocienne distincte de celle observée au stade de 5 mm., déjà bien déve-

loppée et ayant dû apparaître chez les larves de longueur supérieure à 11 et inférieure à 20 mm.

Nous avons même observé l'ébauche cholédocienne sur une larve de 18 mm. dont nous ne donnons pas l'image.

IV. LARVE DE *P. fluviatilis* (AMMOCÈTE), longue de 34 mm. (fig. 9, pl. III et fig. 10, pl. IV).

Ce stade est intéressant en ce qu'il montre, le processus de bourgeonnement une fois achevé du côté de l'intestin comme du côté du cholédoque, la disposition d'ensemble de l'organe pancréatique.

Sur les coupes transversales successives, on distingue des cordons pleins, les uns plus rétrécis, les autres plus volumineux. On les voit fréquemment en continuité les uns avec les autres. Ils encadrent différents points du pourtour du canal digestif, à la limite entre l'intestin antérieur et l'intestin moyen.

Plongés dans une trame de conjonctif lâche interposée entre le derme de la muqueuse intestinale et l'épithélium péritonéal (fig. 10, pl. IV), mais sans continuité avec l'épithélium, ces cordons sont en rapport immédiat avec de nombreux capillaires sanguins. Ils sont circonscrits par une couche à peu près continue de cellules pigmentaires.

Une reconstruction graphique (pl. III, fig. 9) en précise la signification, ainsi que la disposition générale du pancréas à ce stade du développement.

Cette reconstruction montre, en effet, que, loin de constituer des éléments distincts, les renflements ne sont que les bourgeons collatéraux de deux cordons pancréatiques continus répondant l'un, toujours plus développé, au bourrelet ventral, l'autre moins étendu au bourrelet dorsal (fig. 9, pl. III).

Ces deux cordons, à ce stade, restent encore distincts. Ils se rapprochent à droite, au point de devenir presque contigus. Ils restent séparés à gauche par toute la largeur du tissu lymphoïde qui, entourant le canal cholédoque au voisinage de son débouché et la veine porte, constitue l'extrémité antérieure du tissu lymphoïde du pli spiral de l'intestin. Ces deux cordons, sinueux et à diverticules renflés, sont manifestement le produit de la transformation des deux ébauches intestinales primitives qui se sont complètement et définitivement détachées de la partie de l'épithélium intestinal dont elles procèdent.

Remarquons que les cordons pancréatiques, dont l'ébauche s'est formée sur le pourtour externe des bourrelets intestinaux,

sont devenus, à ce stade, internes à ceux-ci, en raison de leur développement progressif, et forment une collerette répondant topographiquement au sillon d'invagination du débouché de l'intestin antérieur dans la portion pylorique de l'intestin moyen.

Mais qu'est devenue, à ce stade, l'ébauche cholédocienne ? A-t-elle été englobée par l'expansion vers elle des cordons intestinaux. Ou faut-il en voir la trace dans la masse pancréatique pleine que nous trouvons, sur une seule coupe, ventralement au cholédoque, isolée et nettement circonscrite (fig. 9, pl. III, *éb.pancr.ch.*) ? Nous ne pouvons trancher ce point.

Néanmoins, en raison de l'importance de l'ébauche cholédocienne constatée au stade de 20 à 21 mm., comparée à la petitesse de l'amas que nous voyons au voisinage du cholédoque au stade de 34 mm., nous sommes plutôt porté à admettre que la première s'est unie à l'un des deux cordons pancréatiques intestinaux, et que le bourgeon paracholédocien isolé représente un bourgeon cholédocien tardif, né à un stade intermédiaire, sorte de pancréas accessoire, notion que nous aurons à développer ultérieurement.

Dès ce stade, l'organe pancréatique est complètement ébauché. Il forme un anneau à peu près complet de cordons pleins. Les modifications ultérieures vont avoir trait à la texture de l'organe et à l'agencement topographique résultant de son accroissement.

Quant à la texture de ces cellules sécrétantes, elle n'est guère modifiée.

Leur noyau est volumineux, leur cytoplasme, d'aspect homogène, est en réalité uniformément formé de très fines granulations (fig. 10, pl. IV).

V. LARVE DE *P. fluvialis* (AMMOCÈTE), de 12 cm. (fig. XIII dans le texte; fig. 11, pl. IV).

La disposition générale des cordons pancréatiques n'a pas varié : dans l'ensemble, ils occupent les $\frac{4}{5}$ du pourtour de l'intestin, ne laissant libre que la zone de pénétration du cholédoque sur le côté gauche.

Mais ils se sont considérablement accrus et, sur chaque coupe, se montrent entassés en deux ou plusieurs couches. De ce fait, leur forme est devenue irrégulière.

Ils sont enchevêtrés les uns dans les autres et offrent à distinguer des dilatations parfois très volumineuses et creuses, réunies par de courts tubes plus étroits dont la lumière peut même être effacée au point de les faire apparaître comme des cordons pleins.

Tout cet ensemble du pancréas, qui forme, autour de la partie initiale de l'intestin moyen, un amas massif (fig. XIII dans le texte), a l'aspect d'une glande tubo-alvéolaire.

Les tubo-alvéoles sont nettement séparés par une trame de tissu conjonctif (fig. 11, pl. IV) parcourue par de nombreux capillaires sanguins.

La texture des tubo-alvéoles s'est en même temps profondément modifiée au niveau des renflements, ils se sont creusés d'une large lumière.



FIG. XIII. — Larve de *P. fluviatilis* (Ammocète), longue de 12 c/m (sublimé carmin boracique), 80 diamètres. Coll. JULIN (fig. 11 de la pl. IV). Coupe transversale intéressant, à l'origine de l'intestin moyen, l'anneau pancréatique. Le pancréas est représenté par des cordons pleins, creusés, sur certains points de leur étendue, en tubo-alvéoles. Le tissu lymphoïde est constitué par une masse principale entourant la veine porte et par un réseau de cordons irréguliers distribués entre les cordons et tubo-alvéoles pancréatiques. Dans la masse principale du tissu lymphoïde, existent de nombreux capillaires sanguins, dont nous n'avons représenté que les plus volumineux. Les cordons lymphoïdes sont en rapport immédiat avec de très nombreux capillaires logés dans une trame conjonctive (Rate?). Ces capillaires n'ont pas été représentés. — *c. ch.*, canal cholédoque; *cord. pancr.*, cordons pancréatiques; *épi. pér.*, épithélium péri-tonéal; *int. m.*, intestin moyen; *t. lymph.*, tissu lymphoïde; *tub. alv. pancr.*, tubo-alvéoles pancréatiques; *v. p.*, veine porte.

La membrane propre présente de distance en distance des noyaux aplatis (fig. 11, pl. IV).

Leur épithélium est formé d'une assise unique de cellules surbaissées, à noyaux volumineux assez chromatiques.

Leur cytoplasme apparaît homogène, bien qu'il semble contenir de très fines granulations disséminées dans toute l'étendue

du corps de la cellule. Il ne faut pas oublier que la coloration en masse au carmin boracique ne peut suffire à mettre en évidence des grains de sécrétion, en tout cas très minimes chez l'espèce qui nous occupe.

La cavité des dilatations vésiculeuses est partiellement remplie par une sorte de coagulum se présentant sous la forme d'un réseau plus ou moins serré de filaments granuleux, dont les granulations ont légèrement fixé le carmin (fig. 11, pl. IV).

Partout où ces filaments arrivent au contact des cellules de l'épithélium sécrétant, la paroi superficielle de ces dernières est très peu nette, et il semble que les filaments se continuent avec elle.

Au sein du coagulum de l'une des vésicules, on distingue des noyaux et même des fragments de cellules, mais jamais d'hématies.

Parmi ces noyaux de tailles diverses, il en est deux qui semblent en pycnose et simulent deux lymphocytes. Un petit nombre de cellules de l'épithélium sécrétant semblent se détacher pour proéminer dans la lumière.

Ajoutons enfin que le tissu lymphoïde est constitué par une masse principale entourant la veine porte, et par un réseau de cordons irréguliers distribués entre les cordons et tubo-alvéoles (fig. XIII).

Dans la masse principale du tissu lymphoïde, existent de nombreux capillaires sanguins dont nous n'avons représenté que les plus volumineux.

Les cordons lymphoïdes sont en rapport immédiat avec de très nombreux capillaires logés dans une trame conjonctive lâche envahie par de nombreux lymphocytes (Rate? fig. 11, pl. IV). Ces capillaires n'ont pas été représentés.

Le stade de 12 cm. se caractérise donc par le grand développement des cordons pancréatiques. Le pancréas se présente comme une glande tubo-alvéolaire volumineuse purement endocrine, entourant complètement dans toute son étendue la partie initiale de l'intestin moyen.

L'ensemble de l'organe constitue une masse unique, dans laquelle il est devenu impossible de distinguer comme au stade précédent une indépendance relative manifeste des différentes ébauches qui lui ont donné naissance.

Enfin, elle est en pleine activité sécrétoire.

VI. LARVES DE *P. fluviatilis* (AMMOCÈTE), de 14 cm. (fig. xiv et xv).

Elles nous montrent la subdivision du pancréas en une portion

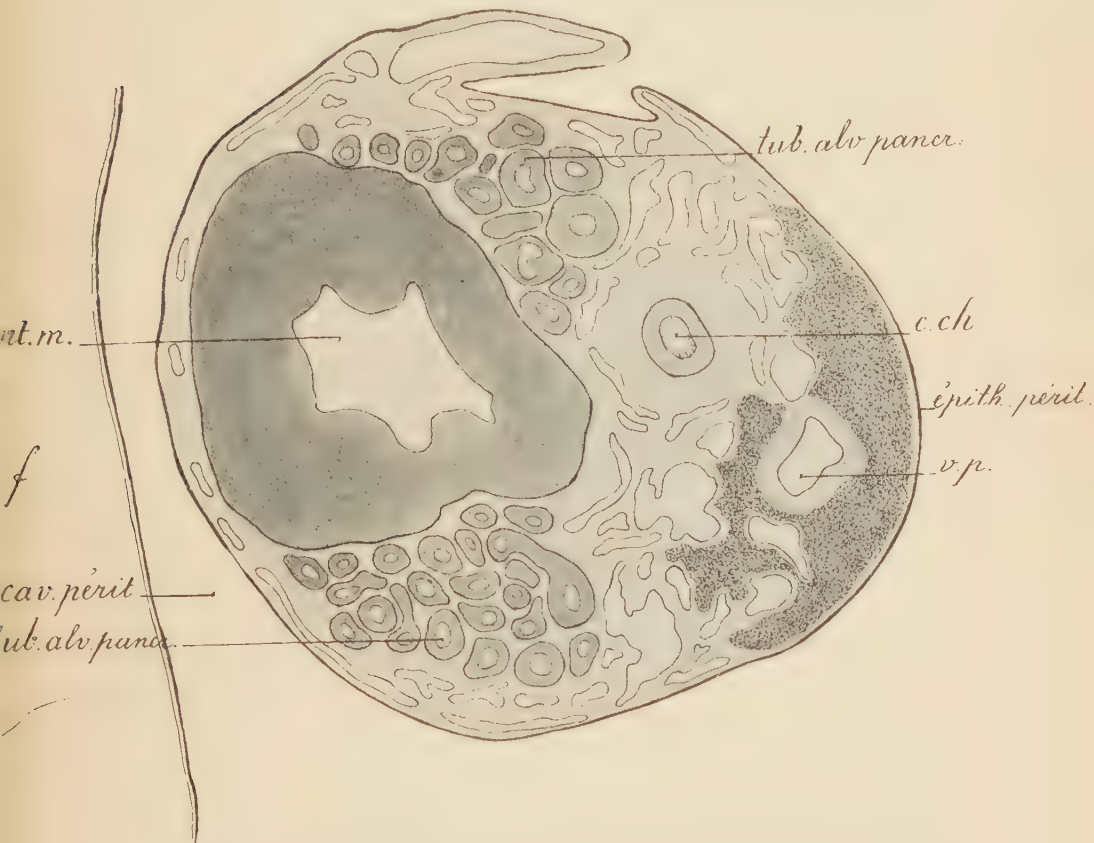


FIG. XIV. — Larve de *P. fluviatilis* (Ammocète), longue de 14 c/m (formol, hématoxyline et éosine), 80 diamètres. Coll. JULIN. Coupe transversale intéressant la portion crâniale du pancréas. Le pancréas est presque totalement représenté par des tubo-alvéoles. Le tissu lymphoïde est beaucoup plus réduit que chez l'individu de 12 centimètres. Il n'est plus représenté que par sa masse principale entourant la veine porte. Les capillaires (*cap.*) logés dans la trame conjonctive, interposée entre les tubo-alvéoles pancréatiques, se sont fortement dilatés et sont bourrés de nombreux lymphocytes. Nous n'avons représenté que les plus volumineux d'entre eux. — *c. ch.*, canal cholédoque; *cap. s.*, capillaire sanguin; *épith. pér.*, épithélium péritonéal; *f.*, foie; *int. a.*, intestin antérieur; *t. lymph.*, tissu lymphoïde; *tub. alv. pancr.*, tubo-alvéoles pancréatiques; *v. p.*, veine porte.

antérieure et une portion postérieure telles que nous les trouverons réalisées chez l'adulte.

En effet, une coupe transversale, passant par la partie antérieure ou crâniale de l'organe (fig. xiv), nous montre les tubo-

alvéoles entassés autour de la demi-circonférence droite de l'intestin. Par contre, dans la partie postérieure ou caudale (fig. xv), les tubo-alvéoles sont répartis en deux amas ventral et dorsal. La face latérale droite de l'intestin moyen est libre de

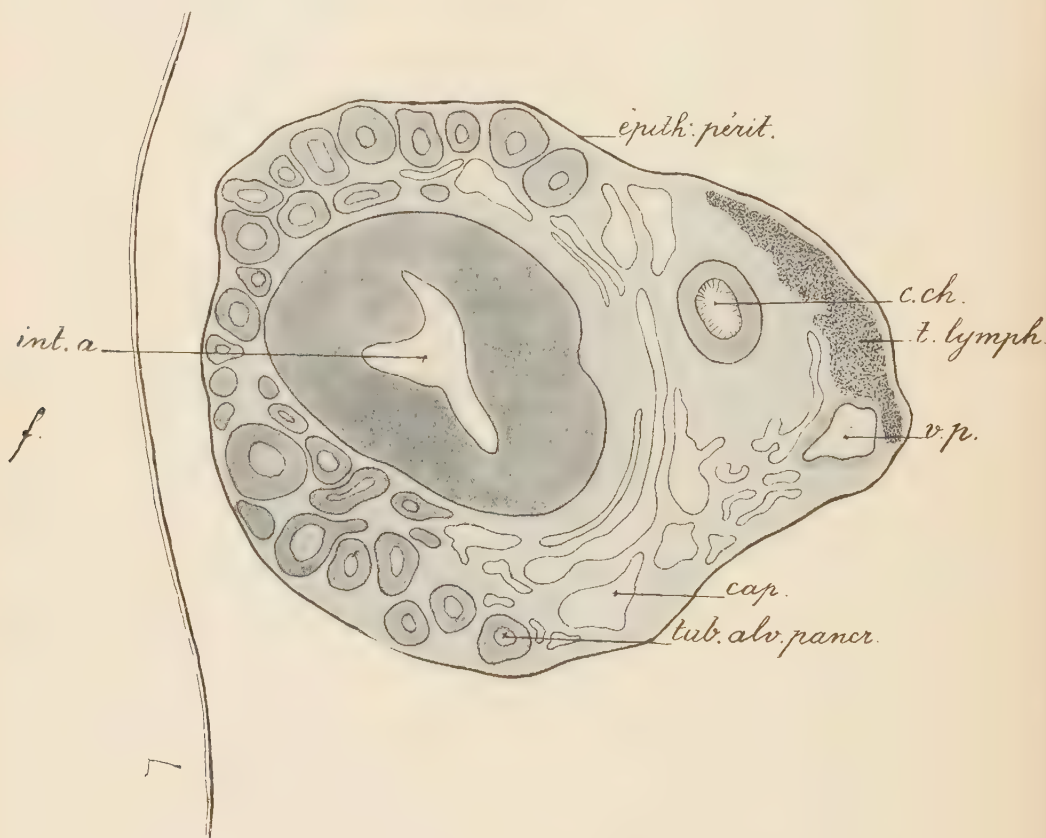


FIG. XV. — Larve de *P. fluviatilis* (Ammocète), longue de 14 μ m (formol, hématoxyline et éosine), 80 diamètres. Coil. JULIN. Coupe transversale intéressant la portion caudale du pancréas. Le pancréas est subdivisé en deux masses latéro-intestinales qui convergent vers le tissu lymphoïde prolongeant vers l'avant le pli spiral. Ce tissu présente la même disposition que dans la figure XIV. Il en est de même pour les capillaires dilatés qui entourent les tubo-alvéoles pancréatiques. — *c. ch.*, canal cholédoque; *cap. s.*, capillaire sanguin; *épith. périt.*, épithélium péritonéal; *f.*, foie; *int. a.*, intestin antérieur; *tub. alv. pancr.*, tubo-alvéoles pancréatiques; *v. p.*, veine porte.

toute connexion avec le tissu pancréatique et n'est plus séparée du foie que par la cavité péritonéale réduite à l'état d'une mince fente.

Nous devons voir, évidemment, dans cette disposition l'indice de la subdivision du pancréas en une portion massive et une portion disséminée, telle que nous l'observons chez l'adulte.

Dans les deux parties de l'organe, les tubo-alvéoles plongent dans une trame conjonctive, parcourue par de nombreux capillaires sanguins, mais dépourvue de ces cordons de tissu lymphoïde que nous observions au stade précédent (fig. XIII).

Ce stade se caractérise donc, non seulement par le fait que les tubo-alvéoles sont devenus complètement creux, mais encore par l'énorme développement des capillaires qui les entourent. Ces capillaires, de calibre très irrégulier, sont bourrés de lymphocytes, qu'ils ont sans doute puisés dans le tissu lymphoïde qui précédemment les entourait de toutes parts sous forme de cordons.

Ils semblent donc fonctionner comme de véritables capillaires lymphatiques, et c'est, à notre avis, de cette façon que nous nous expliquons la disparition des cordons lymphoïdes.

Sur les figures XIV et XV, nous n'avons représenté que les plus volumineux de ces vaisseaux.

Le tissu lymphoïde n'est plus représenté que par sa masse principale entourant la veine porte et en continuité en arrière avec l'amas lymphoïde du repli spiral.

Le tissu conjonctif forme actuellement une cloison épaisse circonscrivant le cholédoque.

Quant aux cavités des tubo-alvéoles, elles sont maintenant considérablement distendues. Sur l'individu que nous avons étudié et qui avait été fixé au formol, l'épithélium sécrétant est plus dissocié qu'au stade précédent, et de nombreuses cellules s'en sont plus ou moins complètement détachées, pour proéminer dans la lumière qu'il délimite.

Toutefois, on est en droit de se demander s'il s'agit d'un état normal ou plutôt d'un défaut de conservation du tissu glandulaire pancréatique. Il convient cependant de remarquer que les tissus voisins, intestin et foie notamment, ont conservé un aspect bien normal.

Sur un exemplaire de *P. Planeri* adulte qu'a bien voulu nous confier M. le professeur VIALLETON, et qui lui aussi avait été conservé au formol, on retrouve une disposition semblable de l'épithélium sécrétant du pancréas.

V. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES RELATIVES AU DÉVELOPPEMENT DU PANCRÉAS DE *PETROMYZON*

Nos études relatives aux premières phases du développement du pancréas de *Petromyzon* ont porté, d'une part sur des embryons et des larves provenant d'une culture de *P. Planeri*, d'autre part sur des larves de *P. fluviatilis*.

Tout ce matériel était en excellent état de conservation.

Dans un premier paragraphe du présent chapitre, nous exposerons les considérations générales résultant de nos études sur les premières phases du développement de l'organe qui nous occupe.

Le second paragraphe sera consacré à des considérations générales concernant les phases ultérieures.

I. — PREMIÈRES PHASES DU DÉVELOPPEMENT

C'est au stade de 5 mm., chez *P. Planeri*, le foie déjà complètement séparé de l'intestin sauf au niveau de l'abouchement du cholédoque, qu'apparaissent, tardivement par conséquent, les trois ébauches de l'organe que nous considérons comme le pancréas.

Elles se forment simultanément. Deux d'entre elles, les ébauches intestinales, dorsale et ventrale, naissent respectivement d'une zone ventrale et d'une zone dorsale de l'intestin moyen, à la partie initiale de ce dernier.

Le troisième, l'ébauche cholédocienne, naît d'un point bien déterminé de la paroi épithéliale ventrale du cholédoque.

Chez *P. fluviatilis*, les ébauches intestinales ventrale et dorsale se montrent chez une larve de 11 mm. Quant à l'ébauche cholédocienne, elle apparaît plus tardivement encore, mais pourtant avant que la larve ait atteint 18 mm.

A. Ébauches intestinales.

Les ébauches intestinales émanent de l'origine de l'intestin moyen, au niveau de deux zones répondant aux bourrelets d'invagination de l'intestin antérieur dans l'intestin moyen.

Elles débutent par une différenciation des cellules profondes de l'épithélium intestinal, qui, d'abord plus ou moins isolées, se groupent ensuite en deux bandes, l'une dorsale l'autre ventrale, qui croissent plus tard caudo-crânialement.

En se développant, ces deux bandes deviennent de véritables cordons pleins, qui prennent un aspect moniliforme.

Au fur et à mesure de leur accroissement, ces cordons subissent une sorte de rotation de dehors en dedans (par rapport à l'axe de la lumière intestinale), qui, de la périphérie des bourrelets, les porte d'abord à leur sommet (stades de 20 et 21 mm.), puis en dedans dans le fond du sillon d'invagination (stade de 34 mm.).

Ce déplacement des cordons pancréatiques est fonction du développement même des bourrelets, accru peut-être par la différenciation de la portion terminale de l'intestin antérieur en estomac.

La poussée se fait d'une façon continue pendant une assez longue période du développement, si nous nous en référons du moins à ce qui se passe chez *P. fluviatilis*, où nous avons pu la poursuivre depuis le stade de 11 mm. jusqu'à 21 mm. Au stade où la larve est longue de 34 mm., elle a cessé et les deux cordons pancréatiques intestinaux sont complètement détachés de leur lieu de formation.

La formation des cordons pancréatiques d'origine intestinale résulte de la différenciation, au niveau des bourrelets, d'un véritable « cône d'émission » nettement localisé.

Au niveau du lieu d'origine des ébauches pancréatiques intestinales, l'épithélium des cônes d'émission se délamine en une assise profonde de cellules claires, dont les noyaux moyennement chromatiques sont intermédiaires entre les noyaux à gros karyosome et les noyaux pâles des cellules de l'épithélium avoisinant. Il est impossible de dire si les éléments cellulaires pancréatiques proviennent des cellules à gros karyosome ou des cellules à noyau pâle qui constituent l'épithélium intestinal prismatique simple.

Nous sommes pourtant assez tenté d'admettre qu'ils proviennent plutôt des cellules à gros karyosome.

Les ébauches pancréatiques sont donc, dès le début, des ébauches pleines et non des diverticules creux de l'épithélium de l'intestin moyen.

B. Ebauche cholédocienne.

L'ébauche cholédocienne émane de la paroi ventrale du cholédoque, au voisinage de l'abouchement de ce conduit.

Elle atteint son apogée chez les larves de 20 à 21 mm. de *P. fluviatilis*, au moment même où les deux ébauches intestinales sont le plus développées.

Enfin, à cette ébauche cholédocienne principale s'en ajoute-t-il ultérieurement une autre ? Nous le pensons, pour avoir constaté,

au stade de 34 mm., une vésicule paracholédocienne isolée, née sans doute précédemment du conduit hépatique. C'est, en tout cas, hypothèse vraisemblable, en considération des faits observés chez d'autres Vertébrés, où ces formations ont reçu le nom de pancréas accessoires.

Comme les cordons d'origine intestinale, l'ébauche cholédocienne constitue un bourgeon plein résultant de la prolifération de l'épithélium du canal hépatique. En aucun cas, il n'y pénètre de diverticule de la lumière de ce conduit. Nous avons pu croire le contraire au début de nos observations, en remarquant, sur certaines coupes transversales au stade de 20 mm., une légère pointe de la lumière du canal vers le bourgeon pancréatique.

Il ne s'agissait, en réalité, que de vagues échancrures ou failles, impossibles à interpréter dans le sens de diverticules vrais, et attribuables sans doute à un étirement artificiel du mince épithélium canaliculaire par le volumineux bourgeon proliférant.

II. — PHASES ULTÉRIEURES DU DÉVELOPPEMENT

Que se passe-t-il, du stade de 21 mm. qui nous montre la formation des deux groupes d'ébauches pancréatiques : cholédocienne et intestinales, jusqu'à celui de 12 cm. où nous observons la constitution d'une colerette périintestinale occupant, dans le sillon d'invagination, les $\frac{4}{5}$ du pourtour de l'intestin.

Evidemment, la jonction et l'interpénétration par croissance des deux ordres d'ébauches, que nous voyons déjà se dessiner, au stade de 21 mm., par la progression des cordons intestinaux vers le canal cholédoque.

Mais, nous n'avons pas saisi sur le fait ce processus, qu'il serait intéressant d'étudier ultérieurement.

Quoi qu'il en soit, l'anneau pancréatique, à la formation duquel nous venons d'assister, va en se compliquant anatomiquement et en se différenciant histologiquement.

Anatomiquement, les cordons pancréatiques se multiplient et, bourrant l'intervalle entre l'épithélium intestinal et la splanchnopleure, se groupent topographiquement : partie du côté du foie, où ils formeront, chez l'adulte, le pancréas massif; partie du côté du tissu du pli spiral, où ils s'essaïmeront en îlots séparés.

Bien que très éparses et fort incomplètes soient les données que nous avons pu recueillir sur la sécrétion dans les tubovalvéoles du pancréas chez l'Ammocète de *P. fluvialilis* et chez

l'adulte de *P. Planeri* et de *P. marinus*, elles sont cependant suffisantes pour nous permettre de conclure que, dans les cellules épithéliales, se forment de fines granulations. En dépit de la sécrétion purement endocrine de l'organe, les cellules sécrétantes du pancréas de *P. marinus* montrent, dans les alvéoles dilatées, un cône apical bourré de fines granulations, rappelant les grains de zymogène des cellules pancréatiques, tels qu'on les observe chez la plupart des autres Vertébrés.

Le matériel que nous avons eu à notre disposition ne nous a pas permis de résoudre la question de savoir comment s'exécute le fonctionnement de cette glande si particulière : construite sur le type exocrine, et pourtant dépourvue de conduits excréteurs, elle ne peut fonctionner que comme glande endocrine. Or rien, dans sa structure, ne permet de démontrer l'homologie que GIACOMINI a essayé d'établir entre les vésicules sécrétantes de l'Ammocète et les îlots de Langerhans des Vertébrés supérieurs.

Au point de vue topographique, les ébauches pancréatiques se produisant, chez *P. Planeri* et *fluviatilis*, à une époque où la rotation du cholédoque s'est effectuée et a reporté à gauche l'abouchement du canal, il ne peut être question de pancréas ventral, et la dénomination morphologique de pancréas cholédozien est ici aussi préférable.

VI. — VALEUR MORPHOLOGIQUE DU PANCRÉAS CHEZ PETROMYZON

Nous venons de décrire, chez *Petromyzon*, le développement d'un organe que nous avons considéré comme le pancréas. Il s'agit maintenant d'en fournir la démonstration.

Le premier argument en faveur de l'existence d'une glande pancréatique chez Ammocète, est, en toute logique, la constatation, chez *Petromyzon* adulte, d'un pancréas bien différencié.

En effet, tant que la signification de l'organe décrit par LANGERHANS chez *P. Planeri*, puis par LEGOUIS chez *P. marinus*, resta imprécise, l'étude de son développement manqua de base solide. Et, quand les résultats obtenus dans ce sens par KUPFFER, en 1893, eurent été controuvés par BRACHET, en 1897, cet auteur put émettre un doute sur l'existence d'un pancréas chez l'Ammocète, et conclure que cet organe « ne s'y est pas encore isolé en une glande spéciale. »

Mais, depuis, GIACOMINI a, en 1900, décrit avec précision, chez *P. marinus*, un organe qui est un pancréas par sa situation et

par ses rapports autant que par sa structure. LAGUESSE, après examen d'une préparation de GIACOMINI, croit que « l'organe est bien le représentant du pancréas. »

Nous constatons une structure identique sur l'individu de *P. marinus* que nous avons examiné. Et nous retrouvons le même organe chez *P. Planeri*.

Un pancréas existe donc chez les Pétromyzontides.

Bien plus, MAAS décrit, en 1893, un organe pancréatiforme chez les Myxinoïdes : *Myxine* et *Bdellostoma*.

Anatomiquement, le pancréas des Cyclostomes adultes est donc hors de conteste à l'heure actuelle.

Il est, dès lors, logique d'en chercher l'homologue, embryogéniquement, dans l'organe que nous voyons se dessiner topographiquement en la même région, et dont nous suivons les principales étapes jusqu'à la constitution de l'organe adulte.

Considérons à ce point de vue le développement morphologique de l'organe.

CONSIDÉRATIONS MORPHOLOGIQUES

L'organe que nous décrivons apparaît, à l'origine de l'intestin moyen, en la zone de différenciation, habituelle chez tous les Vertébrés, des glandes annexes, et il y forme avec le foie une zone annulaire hépato-pancréatique, suivant l'expression de WEBER.

Bien plus, il y naît par deux groupes d'ébauches : intestinales et cholédocienne, qui nous rappellent aussitôt les pancréas, dit dorsal et ventral, des autres Vertébrés.

Nous savons, en effet, que dans tout le phylum des Vertébrés, le pancréas se développe par deux sortes d'ébauches :

- 1° Les unes, évagination de la paroi dorsale de l'intestin ;
- 2° Les autres, émanation du canal cholédoque ou de la portion contiguë de la paroi ventrale de l'intestin.

Chez les Sélaciens, l'ébauche intestinale ou dorsale existe seule, comme s'accordent à le démontrer les travaux de BALFOUR, de HAMMAR, de BRACHET, de MAYR, et de CHORONSHITZKY chez *Torpedo*, ceux de LAGUESSE chez *Acanthias*.

Il en est de même chez un Ganoïde (*Acipenser ruthenus*) (NICOLAS).

Chez tous les autres Gnathostomes, une ébauche dorsale, intestinale simple ou double, et deux ébauches ventrales, le plus souvent cholédociennes, parfois intestinales (LAGUESSE, chez *Trutta*), l'une d'elles, la gauche, parfois atrophiée (BRACHET, chez *Lacerta* et chez le Lapin), s'unissent pour former le pancréas.

Nous observons donc, dès les Cyclostomes, les deux groupes d'ébauches pancréatiques que nous retrouverons chez tous les Gnathostomes sauf les Sélaciens et l'*Acipenser* (seules exceptions connues jusqu'à présent). Etudions donc, chez les Cyclostomes, chacune d'elles au point de vue de son homologie avec celle des autres Vertébrés.

Les ébauches pancréatiques sont habituellement dénommées : dorsale et ventrale, en raison de leur topographie première. Et ces termes équivalent aussi respectivement à ceux de : ébauches intestinales et cholédociennes.

Or, nous avons vu que, chez les Gnathostomes, les ébauches ventrales pouvaient dériver, non du cholédoque, mais de la portion contiguë de l'intestin (LAGUESSE, chez *Trutta*) ; dans d'autres cas, leur point d'implantation précis est difficile à déterminer.

D'autre part, nous avons observé, chez *P. Planeri* et *fluviatilis*, la naissance des ébauches pancréatiques à une période relativement tardive du développement où la torsion de l'intestin et la rotation du cholédoque se sont faites, de telle façon que les dénominations topographiques : dorsal et ventral n'ont plus de signification.

Nous proposons donc de désigner, chez les Cyclostomes et chez les autres Vertébrés, les ébauches comme intestinales et cholédocienne, et de substituer aux dénominations de pancréas dorsal et ventral celles, plus morphologiques, de pancréas intestinal et cholédocien.

Etudions maintenant la valeur de chacune d'elles chez les Cyclostomes.

A. Pancréas intestinal.

A une époque du développement où le foie est formé et déjà isolé, la torsion de l'intestin effectuée et la rotation du cholédoque achevée, le pancréas apparaît par différenciation de la portion initiale de l'intestin moyen sous forme de deux bourrelets d'épaississement orientés dans le sens dorso-ventral, se rejoignant presque à droite, restant au contraire séparés à gauche par l'épaisseur du pli spiral.

L'épithélium s'y stratifie, y prend des caractères particuliers que nous avons définis, et les cordons pancréatiques y naissent de cellules spéciales, d'abord disséminées sous la membrane propre, puis conglomerées en amas pleins.

Il semble de plus que, des deux variétés de cellules qui constituent l'épithélium intestinal, les cellules granuleuses à gros

karyosome, vraisemblablement de fonction glandulaire, donnent naissance à des cellules pancréatiques.

Nous observons donc, chez les Cyclostomes, ou tout au moins chez les Pétromyzontides, le passage des cellules de l'épithélium intestinal aux cellules pancréatiques. Mais, déjà chez ces Vertébrés considérés comme les plus inférieurs, en réalité plus dégradés par le semi-parasitisme que primitifs dans leur essence, nous voyons la prolifération pancréatogène, non point « étendue à tout le pourtour du point où l'intestin antérieur se continue dans l'intestin moyen » comme le pense BRACHET, mais localisée en deux zones bien définies, les cônes d'émission ou pseudo-bourrelets d'invagination.

La différenciation de l'organe pancréatique s'est donc déjà affirmée et nous éloigne du type primitif conçu par MAYR, dans lequel, chez les ancêtres des Sélaciens, aurait existé non une glande pancréatique distincte, mais un épithélium différencié dans le sens sécrétoire, une « zone pancréatique » de l'intestin.

C'est cette conception que KUPFFER a étendue à toutes les glandes annexes de l'intestin moyen, issues, pour cet auteur, d'une différenciation fonctionnelle et morphologique d'une formation fondamentalement unique, s'étendant le long de l'intestin moyen, et à laquelle LAGUESSE a donné corps en appliquant aux ancêtres des Vertébrés le terme d' « hépato-pancréas » qui désigne, chez les Invertébrés, une glande semble-t-il correspondante au foie et au pancréas.

Néanmoins, nous retrouvons, chez *Petromyzon*, la trace très évidente de cette extension primitive de la région pancréatique.

KUPFFER, tout en décrivant chez l'Ammocète trois ébauches pancréatiques dorsale et ventrales, a éloigné les Cyclostomes du type primitif qu'il avait conçu, en limitant ces ébauches à des évaginations localisées, l'intestinale en particulier à la partie médiane de la paroi dorsale de l'intestin.

Au contraire, en constatant l'existence de deux zones de prolifération, étendues d'abord aux trois quarts de la circonférence intestinale, puis massées dans les bourrelets dorsal et ventral, nous surprenons sur le fait le processus initial de différenciation glandulaire de l'épithélium intestinal en voie de localisation.

Les Cyclostomes nous offrent, dès lors, une transition intéressante entre le type primitif supposé et celui des autres Vertébrés.

Chez tous les Gnathostomes, en effet, le pancréas intestinal naîtra désormais d'une ébauche dorsale unique et localisée.

Hâtons-nous cependant de signaler les restrictions à ce schéma classique.

D'abord au point de vue du nombre : en effet, dans certains cas, il est difficile de saisir la part qui revient au cholédoque ou à l'intestin lui-même dans la formation des ébauches ventrales; chez *Trutta*, LAGUESSE montre celles-ci naissant franchement de l'intestin.

Ensuite, au point de vue de localisation : il faut imaginer, en effet, qu'une évagination limitée de l'intestin est précédée par un épaississement de sa paroi parfois fort étendu.

LAGUESSE montre, chez les Sélaciens, l'ébauche dorsale du pancréas constituée, au début, par un épaississement de la paroi épithéliale sur une certaine longueur, précédant l'apparition d'une gouttière, d'abord sans limites nettes, puis creusée en diverticule. C'est le « *stade prédiverticulaire* » (WEBER).

WEBER est parti de cette notion pour rechercher, chez les Amniotes, à une période où le rudiment de l'organe n'est pas encore isolé sous forme de diverticule, les traces de la différenciation glandulaire de l'épithélium. C'est ainsi qu'il a pu mettre en évidence, dans l'ontogénèse des Vertébrés supérieurs, l'existence d'une « zone annulaire-hépto-pancréatique » analogue à la zone hépto-pancréatique admise par MAYR et KUPFFER comme le type phylogénique des Vertébrés.

Poussant plus loin l'analyse, cet auteur est parvenu à déceler une disposition segmentaire des ébauches hépto-pancréatiques : le pancréas dorsal des Amniotes, en particulier, dériverait de quatre paires de segments.

Remontant de ces constatations à une conception d'ensemble, il imagine, hypothétiquement, que la formation indifférenciée considérée par KUPFFER comme représentant, chez les ancêtres des Vertébrés, les glandes annexes de l'intestin moyen, était essentiellement constituée par des séries d'unités glandulaires, segmentaires ou « adénomères, » diverticules de la région antérieure de l'intestin moyen, en rapport soit avec la corde, soit avec le coelome, soit avec le système veineux intestinal.

Il serait peut-être possible de retrouver, chez les Cyclostomes, un arrangement segmentaire dans les cellules basales que nous voyons à l'origine des cordons pancréatiques.

Nos études n'ont pas été poussées dans ce sens.

Quoi qu'il en soit, les ébauches intestinales doubles des Pétromyzontides nous apparaissent comme les homologues du pancréas dorsal des autres Vertébrés.

Aussi proposons-nous de substituer à cette dénomination topographique celle morphologique de pancréas intestinal.

Elles en diffèrent en ce qu'il s'agit, chez les Cyclostomes, de bourgeons pleins sans participation aucune de la lumière intestinale, par opposition aux diverticules creux qui les constituent chez les autres Vertébrés. Mais la différence s'atténue si l'on considère, chez ces derniers, la période prédiverticulaire.

B. Pancréas cholédocien.

Tandis que, chez les Gnathostomes, les ébauches pancréatiques, dites ventrales, se présentent comme deux évaginations creusées du canal cholédoque, nous nous trouvons en présence, chez *P. Planeri* et chez *P. fluviatilis*, de bourgeons pleins développés sur la paroi.

Considéré à un stade déterminé, le bourgeon est unique et constitue une ébauche contemporaine des ébauches intestinales.

Bien plus, nous observons, à un stade tardif (34 mm.), une vésicule paracholédocienne isolée, qui nous donne l'impression d'un de ces bourgeons pancréatiques accessoires tardifs décrits par DEBEYRE chez le Rat.

Quelle est sa destinée ?

Séparée de ses connexions cholédociennes, s'ajoutera-t-elle à la masse principale ou fonctionnera-t-elle isolément comme masse endocrine ? Nous ne pouvons naturellement le préciser.

Quoi qu'il en soit, nous voyons dans cette particularité un rapprochement entre le mode de développement de la glande des Cyclostomes et celui du pancréas de certains Vertébrés supérieurs, qui resserre encore l'homologie.

Nous savons que, chez *Myxine* et chez *Bdellostoma*, le pancréas cholédocien est, à l'état adulte, le seul existant.

Or, chez *Myxine*, il se montre formé d'une série de vésicules abouchées isolément dans le cholédoque, et appendues à sa paroi d'une façon qui rappelle singulièrement les figures de DEBEYRE concernant les bourgeons accessoires.

Chez *Bdellostoma*, un degré de plus s'est produit dans la différenciation de l'organe : les vésicules se sont groupées en lobules et lobulins s'ouvrant dans des conduits diverticulaires du cholédoque.

Ces variétés sont encore intéressantes à rapprocher des faits précédents.

Au point de vue topographique, les ébauches pancréatiques se produisant, chez *P. Planeri* et *fluviatilis*, à une époque où la rotation du cholédoque s'est effectuée et a reporté à gauche

l'abouchement du canal, il ne peut être question de pancréas ventral, et la dénomination morphologique de pancréas cholédocien est ici aussi préférable.

CONCLUSIONS

Le pancréas, chez les Cyclostomes, est resté longtemps ignoré. A l'heure actuelle, sa structure reste imprécise et son développement méconnu. C'est à son étude chez *Petromyzon* que nous nous sommes attaché.

I. — Le pancréas, chez *Petromyzon*, est un organe glandulaire, situé à l'origine de l'intestin moyen et formé de deux portions :

L'une, antérieure ou crâniale, conglomérée, logée dans une échancrure du foie et séparée de cette glande, soit par un prolongement du péritoine, soit par une mince lame conjonctive : c'est le *pancréas massif*, intra-hépatique.

L'autre, postérieure ou caudale, dissociée en lobulins épars dans les plis de la muqueuse intestinale et finissant en îlots séparés dans le tissu lymphoïde qui prolonge en avant le pli spiral : c'est le *pancréas disséminé*, périintestinal.

Cette disposition topographique se retrouve chez beaucoup de Poissons osseux.

Histologiquement, c'est une glande formée de tubo-alvéoles sécrétants, logés dans un tissu conjonctif abondamment pourvu de capillaires sanguins : ils sont tapissés d'un épithélium prismatique simple, disposé de façon à déverser le produit de sécrétion dans la lumière des alvéoles. Rien ne rappelle les îlots de Langerhans du pancréas des Vertébrés supérieurs.

Cette glande, construite sur le type exocrine, est cependant totalement dépourvue de conduits excréteurs. Elle fonctionne donc sur le mode endocrine et rappelle, à cet égard, le corps thyroïde.

Des recherches spéciales seraient d'ailleurs nécessaires pour en préciser la structure.

Nous avons eu surtout en vue le développement morphologique.

II. — Le pancréas, chez l'Ammocète, se développe par deux groupes d'ébauches : intestinales et cholédocienne.

Les ébauches intestinales, résultant d'une différenciation des cellules basales de l'épithélium intestinal, se condensent en deux cordons, dorsal et ventral, répondant aux bourrelets d'invagination de l'intestin antérieur dans l'intestin moyen.

L'ébauche cholédocienne se forme par bourgeonnement de la paroi du cholédoque, au voisinage de l'abouchement de ce conduit dans l'intestin moyen.

A cette ébauche principale s'ajoutent peut-être un ou plusieurs bourgeons accessoires tardifs, analogues à ceux décrits par DEBEYRE, chez le Rat.

Nous pensons en avoir observé un chez la larve longue de 34 mm.

Toutes ces ébauches sont pleines, sans aucune participation de la lumière du canal.

En se réunissant, elles forment une collerette pancréatique périintestinale, qui pousse crânialement (pancréas massif) et caudalement (pancréas disséminé), en même temps que les cordons, pleins à l'origine, se creusent secondairement d'une lumière plus accentuée en certains points, d'où la glande tubo-alvéolaire de l'adulte.

III. — L'organe que nous décrivons, chez *Petromyzon*, est morphologiquement un pancréas parce qu'il naît, distinct du foie, à l'origine de l'intestin moyen, en la zone de différenciation habituelle des glandes annexes de l'intestin moyen, par deux ordres d'ébauches, intestinales et cholédocienne, analogues aux pancréas dorsal et ventral des autres Vertébrés, qu'il vaudrait mieux dénommer pancréas intestinal et pancréas cholédocien.

Mais rien ne nous permet d'affirmer que cet organe, évidemment glandulaire, fonctionne réellement comme un pancréas : son étude histo-physiologique est à faire.

IV. — En résumé, les faits que nous apportons, concernant le pancréas chez *Petromyzon*, sont, en dehors de la confirmation de l'existence de cet organe encore insuffisamment connu chez l'adulte, son mode de développement aux dépens de deux groupes d'ébauches intestinales et cholédocienne.

Les ébauches intestinales, inexactement interprétées par KUPFFER, entrevues depuis par BRACHET, n'avaient pu être affirmées par cet auteur comme représentant le pancréas chez l'Ammocète.

Les divers stades de leur développement n'avaient pas été suivis.

L'ébauche cholédocienne n'avait pas été décrite (une ligne de GIACOMINI permet seule de penser que cet auteur en connaissait l'existence).

De la connaissance de ces deux groupes d'ébauches, nous concluons morphologiquement à l'homologie entre l'organe de *Petromyzon* et le pancréas des autres Vertébrés.

De plus, une ébauche cholédocienne tardive semble pouvoir être rapprochée des bourgeons pancréatiques accessoires décrits par DEBEYRE chez le Rat.

EXPLICATION DES PLANCHES I.-IV.

Lettres communes à toutes les figures.

ao	aorte.
art. br.....	artère branchiale.
a. hêp.....	artère hépatique.
brt. int. d.....	bourrelet intestinal dorsal.
brt. int. v.....	bourrelet intestinal ventral.
c. ch.....	canal cholédoque.
c. hêp.....	canaux hépatiques.
c. pancr. int. d....	cordons pancréatiques intestinal dorsal.
c. pancr. int. v....	cordons pancréatiques intestinal ventral.
c. r. s	cellule rouge du sang.
c. W ¹	portion du canal de Wolff interposée entre le pronéphros et le mésonéphros.
c. W ²	partie du canal de Wolff correspondant au mésonéphros.
cap. s.....	capillaire sanguin.
caps. hêp.....	capsule hépatique.
cart. br.....	cartilage branchial.
cart. pér.....	cartilage péricardique.
cav. pér.....	cavité péricardique.
cav. pérît.....	cavité péritonéale.
cell. bas.....	cellules basales.
cell. kar.....	cellules à karyosome.
cell. n. p.....	cellules à noyau pâle.
cell. pancr.....	cellules pancréatiques.
cell. pgt.....	cellule pigmentaire.
ch. d.....	chorde dorsale.
cord. pancr.....	cordons pancréatiques.
d. m. i.....	derme de la muqueuse intestinale.
éb. pancr. ch.	ébauche cholédocienne.
épith. pérît.....	épithélium péritonéal.
e. p. p.....	espace post-péricardique.
est.....	estomac.
f.....	foie.
g. sp	ganglion spinal.
int. a.....	intestin antérieur.
int. m.....	intestin moyen.
l. br.....	lamelle branchiale de la 7 ^e poche branchiale.
lymph.....	lymphocytes.
m. p. a. p.....	muscle de la paroi antérieure du péricarde.
m. s. p.....	muscle spinal ou de la paroi du corps.
mésôn.....	mésônéphros.
n. pn.....	3 néphrostomes pronéphrotiques.
or.....	oreillette.

<i>œs</i>	œsophage.
<i>pancr</i>	pancréas.
<i>p. g. t.</i>	pigment
<i>p. n. d.</i>	pronéphros droit.
<i>p. n. g.</i>	pronéphros gauche.
<i>s. v.</i>	sinus veineux.
<i>t.</i>	testicule
<i>t. lymph.</i>	tissu lymphoïde.
<i>tub. alv. pancr.</i> ...	tubo-alvéoles pancréatiques
<i>v.</i>	vaisseau.
<i>v. a. v.</i>	valvule auriculo-ventriculaire.
<i>v. card. p. d.</i>	veine cardinale postérieure droite.
<i>v. card. p. g.</i>	veine cardinale postérieure gauche.
<i>v. hép.</i>	veine hépatique.
<i>v. jug. d.</i>	veine jugulaire droite.
<i>v. j. g.</i>	veine jugulaire gauche.
<i>v. p.</i>	veine porte.
<i>val. s.</i>	valvule sinuauriculaire.
<i>ves. bil.</i>	vésicule biliaire.
<i>vtr.</i>	ventricule.

FIG. 1. — Larve de *Petromyzon Planeri* (Ammocète), longue de 5^m/m²⁵, recueillie 40 jours après la fécondation (sublimé acétique dilué, hématoxyline et éosine). Coll. JULIN. Coupe transversale intéressant les ébauches pancréatiques intestinale ventrale et cholédocienne. Ces deux ébauches sont encore en continuité avec leurs lieux de formation.

FIG. 2. — Larve de *P. Planeri* (Ammocète), longue de 5^m/m²⁵, recueillie 40 jours après la fécondation (sublimé acétique dilué, hématoxyline ferrique et éosine), 750 diamètres. Coll. JULIN. Fragment de coupe transversale passant au voisinage du débouché du cholédoque et intéressant les ébauches pancréatiques intestinales ventrale et dorsale chez la même larve que celle de la fig. 1. La figure montre les deux espèces de cellules décrites dans l'épithélium intestinal, ainsi que les cellules basales formant les premiers rudiments des ébauches pancréatiques intestinales, encore situées sous la membrane propre de l'épithélium.

FIG. 3. — Larve de *P. fluviatilis* (Ammocète), longue de 11^m/m (sublimé, carmin boracique), 265 diamètres. Coll. JULIN (fig. VII dans le texte). Fragment de coupe transversale passant par les bourrelets intestinaux dorsal et ventral et intéressant les ébauches pancréatiques correspondantes. Ce stade du développement du pancréas intestinal correspond sensiblement à celui représenté dans les figures 1 et 2. Les deux cordons pancréatiques intestinaux ventraux commencent à se détacher de l'épithélium intestinal à l'une de leurs extrémités. Dans cette espèce, bien que la larve soit plus avancée dans son développement général, il n'existe pas encore d'ébauche pancréatique cholédocienne.

FIG. 4 et 5. — Larve de *P. fluviatilis* (Ammocète), longue de 21^m/m (sublimé, carmin boracique), 265 diamètres. Coll. JULIN. Fragments des coupes sagittales représentées à faible grossissement respectivement par les fig. IX et X dans le texte, pages 28 et 29. Ces figures, qui représentent deux coupes successives de 6 μ , sont destinées à montrer le cordon pancréatique intestinal dorsal, ainsi que l'ébauche cholédocienne du pancréas. Les deux figures montrent, en *a*, le point de naissance de l'ébauche cholédocienne en continuité avec le cholédoque. En rapprochant les deux figures 4 et 5, on s'assure que cette ébauche constitue un cordon plein appliqué contre la paroi crâniale du cholédoque.

FIG. 6. — Larve de *P. fluviatilis* (Ammocète), longue de 21^m/m (sublimé, carmin boracique), 265 diamètres. Coll. JULIN. Fragment de la coupe sagittale représentée à faible grossissement par la figure XI dans le texte, page 30. Cette figure est destinée à montrer le cordon pancréatique intestinal ventral.

D

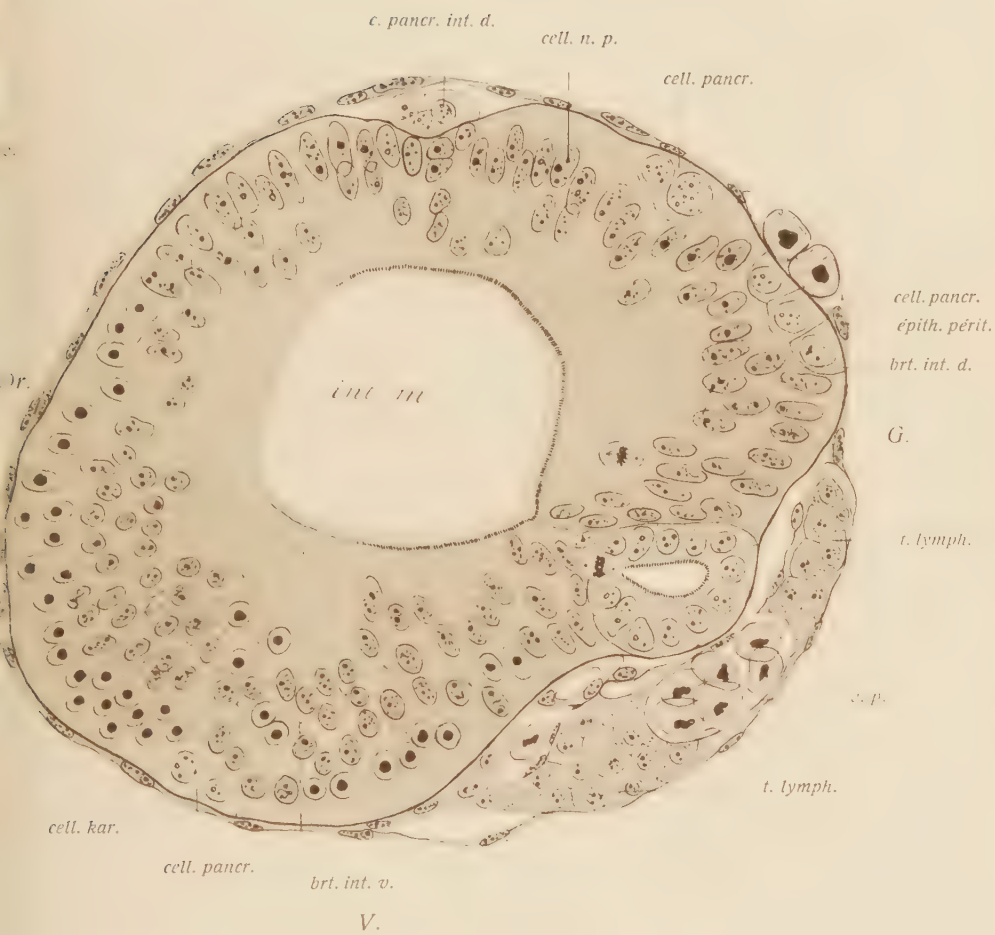


Fig. 2.

AS DE PETROMYZON



Fig. 4.

Q.

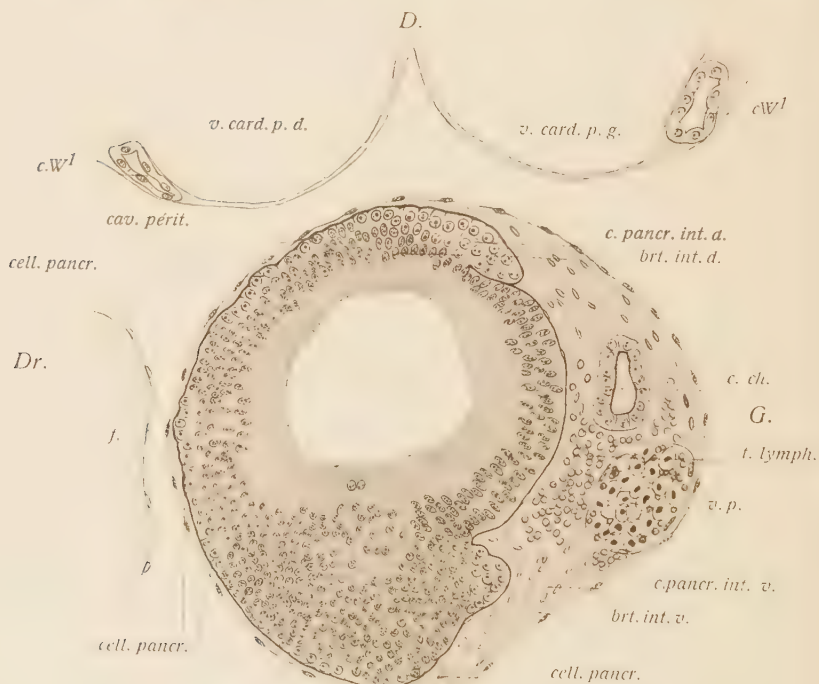


Fig. 3.

V.

Cr.



Fig. 5.

Q.

Cr.



Fig. 6

Q.

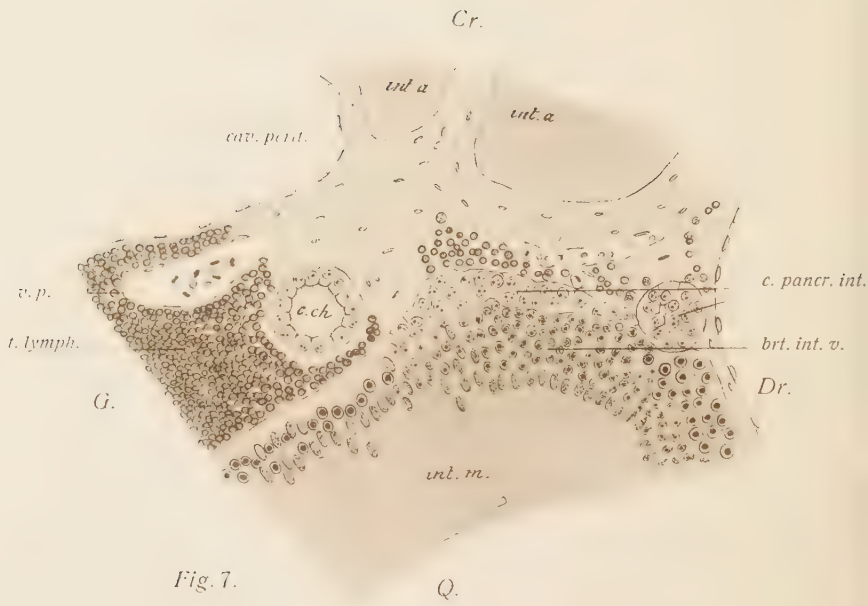


Fig. 7.

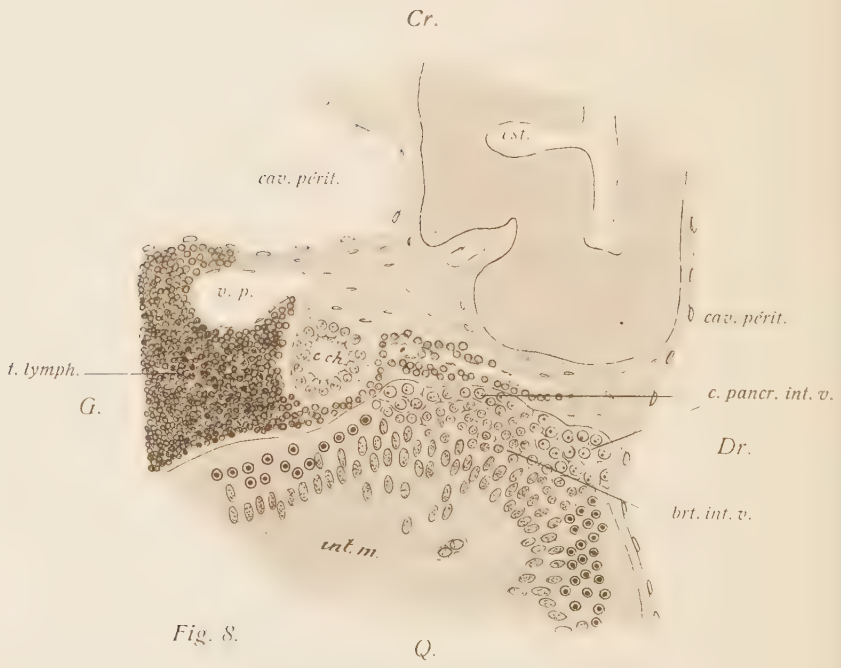


Fig. 8.

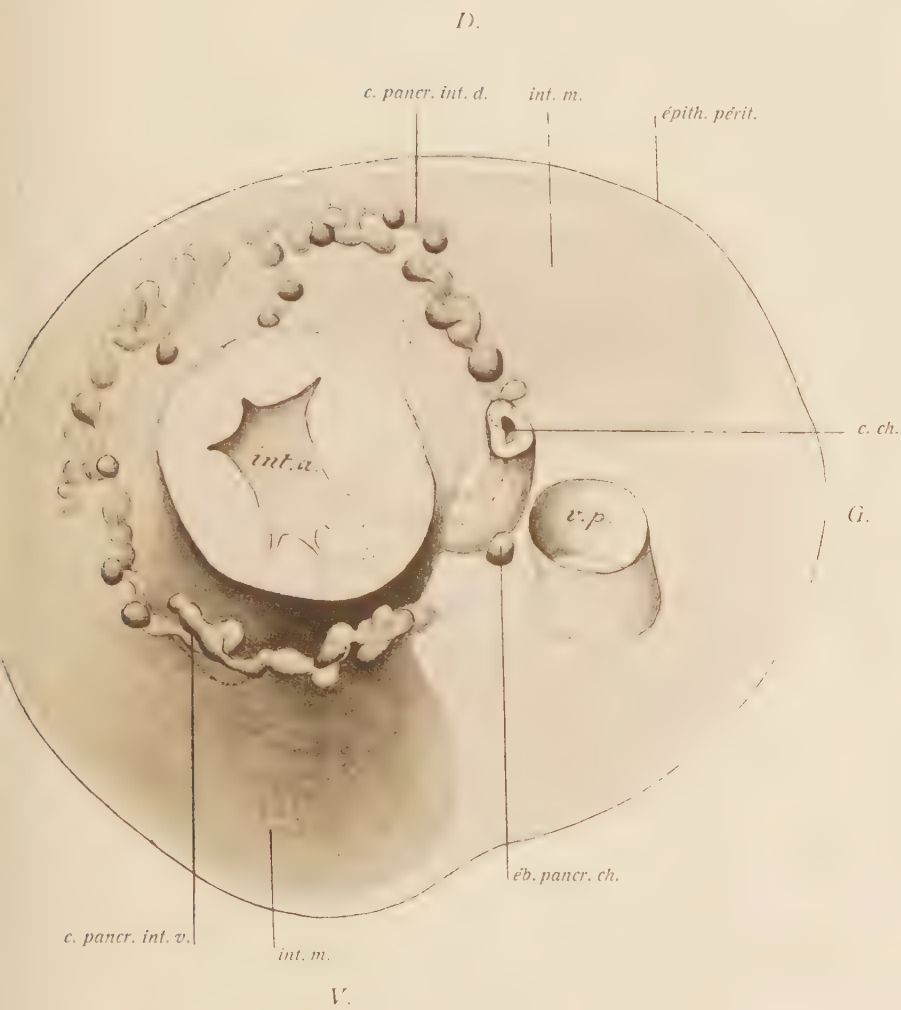


Fig. 9.



Fig. 10



Fig. 11.



Fig. 12

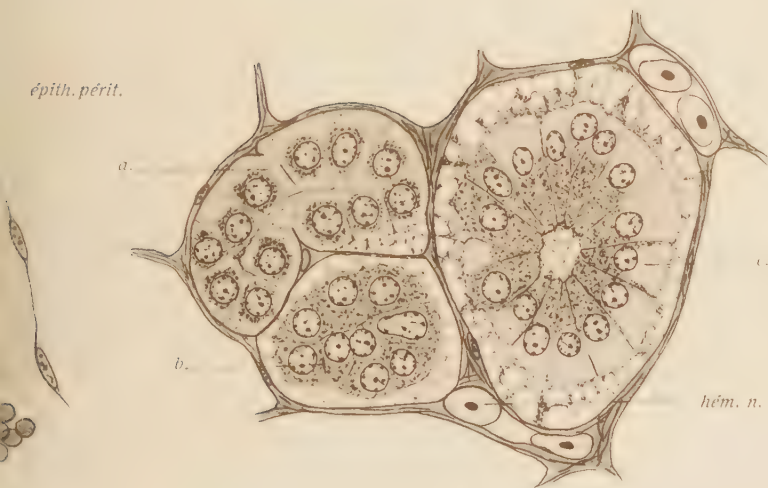


Fig. 13.

DE PETROMYZON.

FIG. 7 et 8. — Larve de *P. fluviatilis* (Ammocète), longue de $21^m/m$ (sublimé, carmin boracique), 265 diamètres. Coll. JULIN. Fragments de deux coupes frontales successives, dont l'une (fig. 7) est représentée à faible grossissement par la figure XII dans le texte, page 31. Ces deux figures sont destinées à montrer que les cordons pancréatiques intestinaux (le ventral sur la figure) naissent par délamination de l'assise profonde du bourrelet intestinal et commencent à se détacher par leurs extrémités.

FIG. 9. — Larve de *P. fluviatilis* (Ammocète), longue de $34^m/m$ (sublimé, carmin boracique), 200 diamètres. Coll. JULIN. Reconstruction graphique de douze coupes transversales de 10μ , destinées à montrer le pancréas dans son ensemble, à ce stade du développement. L'intestin antérieur (face crâniale du modèle) est dirigé vers l'observateur. La lumière de l'intestin moyen, telle qu'elle se présente sur la 12^e coupe, ainsi que le débouché du canal cholédoque à ce niveau, sont indiqués par un pointillé. Le pancréas, complètement détaché des deux bourrelets intestinaux dorsal et ventral, se trouve situé dans le sillon d'invagination formé par le débouché de l'intestin antérieur dans l'intestin moyen; il se montre encore nettement constitué par ses trois ébauches. L'ébauche cholédocienne est représentée par une vésicule isolée contre la face ventrale du cholédoque, au voisinage du débouché de ce canal dans la partie initiale de l'intestin moyen. Les deux cordons pancréatiques intestinaux dorsal et ventral sont formés l'un et l'autre par un cordon épithélial présentant des dilatations alternant avec des rétrécissements. Dilatations et rétrécissements sont pleins, ainsi que le montre la figure 10 (pl. IV).

FIG. 10. — Larve de *P. fluviatilis* (Ammocète), longue de $34^m/m$ (sublimé, carmin boracique), 800 diamètres. Coll. JULIN. Fragment du cordon pancréatique intestinal ventral, pris sur l'une des coupes qui ont servi à la reconstruction graphique (fig. 9). Les dilatations, aussi bien que les rétrécissements du cordon pancréatique, sont directement limités par une membrane propre, contre laquelle sont appliquées des cellules pigmentaires. Ils sont logés dans une trame de tissu conjonctif lâche, dans laquelle on distingue de nombreux lymphocytes, et qui renferme de nombreux capillaires gorgés à la fois de cellules rouges du sang et des lymphocytes. Les cellules pancréatiques ont un noyau volumineux; leur cytoplasme qui paraît homogène, est en réalité uniformément chargé de très fines granulations.

FIG. 11. — Larve de *P. fluviatilis* (Ammocète), longue de $12^m/m$ (sublimé, carmin boracique), 800 diamètres. Coll. JULIN. Fragment de la coupe transversale représentée par la fig. XIII, dans le texte, page 37. La coupe montre deux dilatations du pancréas devenues vésiculeuses. L'épithélium sécrétant est simple. Le cytoplasme paraît homogène, bien qu'il renferme de très fines granulations uniformément réparties dans le corps de la cellule. La lumière de la vésicule est partiellement remplie par une sorte de coagulum se présentant sous la forme d'un réseau plus ou moins serré de filaments granuleux, dont les granulations ont légèrement fixé le carmin. Partout où ces filaments arrivent au contact de l'épithélium sécrétant, la paroi superficielle de ces dernières est très peu nette, et il semble que les filaments se continuent avec elle. Au sein du coagulum de l'une des vésicules, on distingue des noyaux et même des fragments de cellules, mais jamais de cellules rouges du sang. Parmi ces noyaux de tailles diverses, il en est deux qui semblent en pycnose et simulent deux lymphocytes. Un petit nombre de cellules de l'épithélium sécrétant semblent se détacher pour proéminer dans la lumière. La membrane basale, très nette et parfois décollée de la charpente conjonctive ambiante, montre de distance en distance un noyau aplati et homogène.

FIG. 12. — *P. Planeri* adulte, 800 diamètres (liquide de Müller, hématoxyline et éosine). Coll. VIALLETON. Fragment de la coupe transversale représentée par la figure III dans le texte. La lumière des tubo-alvéoles est beaucoup plus restreinte que dans la figure II. Elle renferme très peu de produit de sécrétion. C'est en partie à cette circonstance sans doute qu'il faut attribuer le fait que les tubo-alvéoles ont un diamètre moindre et que la paroi superficielle des cavités sécrétantes est nette. L'aspect du cytoplasme de ces dernières est le même que dans les deux figures précédentes.

FIG. 13. — *P. marinus* adulte (sublimé acétique, coloration de Mallory), 800 diamètres. Coll. JULIN. Fragment d'une coupe transversale du pancréas. Ce fragment comprend deux cordons pleins et une dilatation vésiculeuse. L'un des cordons, *a*, est formé par des cellules claires dont le cytoplasme renferme de très fins granules colorés en bleu par le Mallory, irrégulièrement disséminés dans le cytoplasme, mais surtout abondants dans une zone périnucléaire. Dans la majeure partie de son étendue, ce cordon de cellules sécrétantes est très intimement appliqué contre la membrane basale. Toutefois, en un point de son étendue, il existe, entre la membrane basale et la face profonde des cellules sécrétantes, un petit espace péricellulaire parcouru par un réticulum de filaments granuleux dont les granulations très fines sont colorées en bleu. Le cordon *b* est, dans toute son étendue, circonscrit par un espace péricellulaire traversé par un réticulum de filaments granuleux colorés en bleu. Dans les cellules de ce cordon, les fines granulations bleues sont beaucoup plus abondantes que dans celles du cordon *a*. Elles remplissent tout l'espace cellulaire. Aussi ces cellules paraissent-elles plus foncées. La dilatation vésiculeuse (*c*) offre des caractères tout spéciaux. Délimitant la lumière centrale, un bel épithélium de cellules pyramidales. Parmi ces cellules, quelques-unes (trois) ont, comme les cellules du cordon *b*, la totalité de leur cytoplasme remplie de fines granulations que le Mallory a teintées en bleu. Les autres cellules offrent à distinguer une zone apicale et une zone basale. Leur zone apicale, comprise entre la lumière et le noyau, est chargée de fines granulations colorées en bleu, qui même, dans quelques cellules, longent les parois latérales de la zone basale. Cette dernière est très nettement colorée en jaune et apparaît homogène. Dans la lumière de la dilatation vésiculeuse aussi bien que dans l'espace péricellulaire très large, on distingue une sorte de coagulum formé par un réseau de filaments sur lesquels sont disséminées de fines granulations colorées en bleu. Ces granulations constituent même de véritables petits amas contre la face profonde des cellules sécrétantes dans l'espace péricellulaire seulement. Il convient de faire remarquer que de nombreux capillaires sanguins existent dans la trame conjonctive qui sépare cordons et vésicules. Par la méthode de Mallory, toute la charpente conjonctive apparaît en bleu très foncé.

BIBLIOGRAPHIE

- BRACHET. — Sur le développement du foie et sur le pancréas de l'Ammocète (*Anat. Anz.*, XIII, N° 23, 1897, p. 621).
- ID. — Die Entwicklung und Histogenese der Leber und des Pankreas (*Ergebn. Anat.*, VI, 1896, p. 739-799).
- ID. — Recherches sur le développement du pancréas et du foie (Sélaciens, Reptiles, Mammifères) (*J. Anat. Physiol.*, 1896, p. 620-700, 3 pl.).
- DEBEYRE. — Les Bourgeons pancréatiques accessoires tardifs (Th. Lille 1904).
- GIACOMINI. — Sul pankreas dei Petromyzonti conparticolare riguardo al pankreas di *Petromyzon marinus* (*Anat. Anz.*, XVIII, 1900, p. 44-52, 4 fig.).
- ID. — Relazione tra il pancreas dell' *Ammocoetes* e del *Petromyzon*. Rendiconti della 3 Assemblea ordin. e del Convegno dell' Unione Zool. Ital. in Roma (*Monit. Zool. ital.*, Suppl. 49, 1902).
- GÖTTE. — Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere, Heft V. Entwicklungsgesch. des Flussneunauges (1890, Theil I).
- JOUBIN. — Développement des canaux pancréatiques (Th. Lille, 1895).
- KUPFFER. — Ueber das Pankreas bei *Ammocoetes* (*München med. Abh.* (7), 1893, Heft 5).
- ID. — Ueber die Entwickelung von Milz und Pankreas (*München med. Wochenschr.*, 1892, p. 487-491, 7 fig.).
- LAGUESSE. — Développement du pancréas chez les Sélaciens (*Bibliog. Anat.*, 1894).
- ID. — Note sur la rate et le pancréas du Protoptère et de la Lamproie (*C. R. Soc. Biol.*, 1890, p. 425-426).
- ID. — Développement du pancréas chez les Poissons osseux (*J. Anat. Physiol.*, XXX).
- ID. — Structure du pancréas et pancréas intra-hépatique chez les Poissons (*C. R. Ac. Sc.*).
- ID. — Le Pancréas (*Rev. gén. Histologie* de Renaut, Lyon, 1906).
- LANGERHANS. — Untersuchungen ueber *Petromyzon Planeri* (Th. Freiburg, in Br., 1873).
- LEGOUIS. — Recherches sur le pancréas des Cyclostomes (*Ann. Soc. scientifique Bruxelles*, 6^e année, 1881-1882, p. 247-269; 8^e année, 1883-1884, p. 187-304, 1 pl.).
- MAAS. — Ueber ein pankreasähnliches Organ bei *Myxine* (*SB. Ges. München*, 1896).

- ID. — Ueber ein pankreasähnliches organ bei *Bdellostoma* (*Anat. Anz.*, XII, 1896, p. 570-573, 2 fig.).
- MAYR. — Ueber die Entwicklung des Pankreas bei Selachiern (*Anat. Hefte*, VIII, 24 Heft., p. 75-151, 16 fig.).
- MÜLLER (A.). — *Müller's Archiv.*, 1850.
- NESTLER. — Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Petromyzon Planeri* (*Arch. Naturg.*, 1890).
- NICOLAS. — Recherches sur le développement du pancréas, du foie et de la rate chez le Sterlet (*Acipenser ruthenus*) (*Arch. Biol.*, 1903, p. 425-460, 3 pl.).
- PIPER. — Die Entwicklung von Leber, Pankreas und Milz bei den Vertebraten (Th. Friburg in Br., 1902).
- RATHKE. — Bemerkungen ueber den innern Bau der Pricke oder des *Petromyzon fluviatilis* (Dantzig, 1826).
- SCHNEIDER. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere (Berlin, 1879).
- SCHULTZE. — Die Entwicklungsgeschichte von *Petromyzon Planeri* (*Preisschrift Haarlem*, 1856).
- SCOTT (W. B.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten (*Morphol. Jahrb.*, VII, 1882, p. 101-173).
- VIALLETON. — Etude sur le cœur des Lamproies (*Arch. Anat. micr.*, VI, 1903-1904, p. 283).
- WEBER. — L'origine des Glandes annexes de l'intestin moyen chez les Vertébrés (*Arch. Anat. micr.* V, 1902-1903, p. 485-727, 10 pl.).
-

TABLE DES MATIÈRES

	PAGES
I. — <i>Historique.</i>	7
II. — <i>Matériel d'étude.</i>	10
III. — <i>Structure du pancréas chez l'adulte.</i>	11
IV. — <i>Développement du pancréas.</i>	20
V. — <i>Conclusions générales relatives au développement du pancréas chez Petromyzon.</i>	42
VI. — <i>Valeur morphologique du pancréas chez Petro- myzon.</i>	45
Conclusions.	51

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Botanique : Les Characées.

Géologie : L'Érosion Fluviale.

Vu et approuvé :

Paris, le 12 Mars 1913

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

Paul APPELL.

Vu et permis d'imprimer :

LE VICE-RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

L. LIARD.

